دانشگاه پیام نور

زیست‌شناسی سلولی ـ مولکولی

(رشته زیست‌شناسی)

مؤلف

فریده‌دخت سیّد مظفّری

دانشگاه پیام‌نور
۱۸۶۹

گروه زیست شناسی
۱۲۸/ ق

سرشناسه	:	سید مظفری، فریده دخت، ۱۳۲۵-
عنوان و نام پدید آور	:	زیست شناسی سلولی- مولکولی (رشته زیست شناسی)/ مولف فریده دخت سید مظفری.
وضعیت ویراست	:	[ویراست؟]
مشخصات نشر	:	تهران: دانشگاه پیام‌نور، ۱۳۹۱.
مشخصات ظاهری	:	بیست، ۴۴۵ ص.
فروست	:	دانشگاه پیام نور؛ ۱۸۶۹. گروه زیست شناسی؛ ۱۲۸/ ق
شابک	:	978 - 964 - 387 - 913 - 6
وضعیت فهرست نویسی	:	فیپا.
یادداشت	:	کتابنامه.
موضوع	:	مولکول‌ها – زیست شناسی– آموزش برنامه‌ای.
موضوع	:	یاخته شناسی– آموزش برنامه‌ای.
شناسه افزوده	:	دانشگاه پیام نور.
رده بندی کنگره	:	۱۳۹۱ ۹ز۹س/QH۵۰۶
رده بندی دیویی	:	۵۷۱/۶
شمارهٔ کتابشناسی ملی	:	۲۸۳۷۶۱۶

دانشگاه پیام نور

زیست‌شناسی سلولی - مولکولی

مؤلف: فریده دخت سید مظفری

ویراستار علمی: دکتر بهروز شاهسون بهبودی

ویراستار ادبی: غلامحسین باباهادی

تهیه و تولید: مرکز انتشارات دانشگاه پیام‌نور

شمارگان: ۳۰۰ نسخه

نوبت و تاریخ چاپ: چاپ اول (تجدید حروفچینی) مهر ۱۳۹۳ ، چاپ هشتم فروردین ۱۴۰۰

شابک: ۶ - ۹۱۳ - ۳۸۷ - ۹۶۴ - ۹۷۸

ISBN: 978 - 964 - 387 - 913 - 6

بسم الله الرحمن الرحیم

پیشگفتار ناشر

کتاب‌های دانشگاه پیام نور حسب مورد و با توجه به شرایط مختلف یک درس در یک یا چند رشتهٔ دانشگاهی، به‌صورت کتاب درسی، متن آزمایشگاهی، فرادرسی، و کمک‌درسی چاپ می‌شوند.

کتاب درسی ثمرهٔ کوشش‌های علمی صاحب اثر است که براساس نیازهای درسی دانشجویان و سرفصل‌های مصوب تهیه و پس از داوری علمی، طراحی آموزشی، و ویرایش علمی در گروه‌های علمی و آموزشی، به چاپ می‌رسد. پس از چاپ ویرایش اول اثر، با نظرخواهی‌ها و داوری علمی مجدد و با دریافت نظرهای اصلاحی و متناسب با پیشرفت علوم و فناوری، صاحب اثر در کتاب تجدیدنظر می‌کند و ویرایش جدید کتاب با اعمال ویرایش زبانی و صوری جدید چاپ می‌شود.

متن آزمایشگاهی (م) راهنمایی است که دانشجویان با استفاده از آن و کمک استاد، کارهای عملی و آزمایشگاهی را انجام می‌دهند.

کتاب‌های فرادرسی (ف) و **کمک‌درسی** (ک) به منظور غنی‌تر کردن منابع درسی دانشگاهی تهیه و بر روی لوح فشرده تکثیر می‌شوند و یا در وبگاه دانشگاه قرارمی گیرند.

مدیریت تولید محتوا و تجهیزات آموزشی

فهرست مطالب

راهنمای مطالعه

کتابی که در دست مطالعه دارید برای یادگیری هرچه بهتر شما به‌صورت خودآموز تهیه شده است. سازمان‌بندی، ترتیب و توالی و نوع نگارش آن طوری انتخاب شده که بتوانید مطالب بحث شده را آسان‌تر درک کنید، آنها را بهتر به ذهن بسپارید و در موارد مقتضی به‌کار گیرید. به منظور جلوگیری از اتلاف وقت و درک بهتر مطالب این کتاب، به نکات زیر توجه دقیق کنید:

۱. در محیطی آرام و عاری از عوامل مخل تمرکز و توجه، مطالعه را آغاز کنید.

۲. پیش از مطالعه‌ی کتاب، هدف‌های آموزشی نهایی آن را بخوانید. این هدف‌ها به شما می‌آموزند که هنگام مطالعه باید در پی فهم چه مطالبی باشید و چگونه دریابید که تمام مطالب آن را فراگرفته‌اید. هدف‌های آموزشی نهایی به شما نشان می‌دهند که در پایان مطالعه و یادگیری این درس، باید قادر به انجام چه کارهایی باشید. برای اینکه بتوانید کارهای موردنظر هدف نهایی را انجام دهید، باید تمام کتاب، یعنی گفتارهای مختلف آن را مطالعه و درک کنید. در هر گفتار نیز هدف‌های آموزشی کلی و جزئی بیانگر روش مطالعه و انتظار نهایی ما از شماست. اگر بتوانید به مجموعه هدف‌های کلی و جزئی گفتارهای کتاب دست یابید، در حقیقت به هدف‌های نهایی کتاب رسیده‌اید. در مجموع، هدف‌های آموزشی این کتاب، همانند استاد راهنما، به شما می‌آموزند که این درس را باید چگونه مطالعه کنید، روی چه نکاتی تأکید ورزید و آنها را چگونه یاد بگیرید. هدف‌های نهایی کتاب و هدف‌های آموزشی کلی و جزئی گفتارها در عین حال راهنمای شما برای موفقیت در آزمون این درس هستند. بنابراین،

لازم است که در مطالعه‌ی هر گفتار، ابتدا هدف کلی و سپس هدف‌های جزئی آن را مطالعه کنید. هنگامی که نخستین‌بار هدفی را می‌خوانید، ممکن است معنای آن را به‌طور کامل درک نکنید. این مسئله چندان غیرعادی نیست و با مراجعات مجدّد، ضمن مطالعه‌ی متن و یا پس از پایان مطالعه، حتماً معنای هدف‌ها را به‌طور کامل خواهید فهمید و به اهمیت آنها پی خواهید برد.

۳. متن هر گفتار را یک‌بار سریعاً مطالعه کنید. لازم نیست در این مطالعه تمام مطالب را یاد بگیرید. این کار به شما کمک می‌کند تا دیدی جامع نسبت به مطالب هر گفتار به‌دست آورید و با سازمان کلّی آن آشنا شوید. به این ترتیب، مفاهیم درس به‌صورت پراکنده و بدون ارتباط با یکدیگر به ذهن سپرده نخواهند شد. پس از نخستین مطالعه سعی کنید، به‌عنوان تمرین، برای خود با دیگران اجمالاً توضیح دهید که بحث گفتار درباره‌ی چه موضوعی بوده و چه اصول یا قوانینی در آن مطرح شده‌اند. بار دیگر، با توجه و دقت کامل، به مطالعه و فهم جزئیات مطالب گفتار بپردازید. پیش از آغاز نخستین و دومین مطالعه و نیز در طی آنها و همچنین در پایان کار، به هدف‌های آموزشی کلی و جزئی گفتار رجوع کنید. هدف‌های رفتارهایی هستند که انتظار می‌رود پس از مطالعه‌ی کتاب کسب کرده باشید. به هیچ وجه نباید مطالب کتاب را بدون درک آنها حفظ کنید. در پایان مطالعه‌ی هر گفتار از خود بپرسید که تا چه حد به هدف‌های مورد نظر رسیده‌اید. این پرسش را یک‌بار دیگر در پایان مطالعه‌ی کتاب و در مورد هدف‌های آموزشی نهایی درس از خود به عمل آورید.

۴. با پاسخ دادن به پرسش‌های مطرح شده در خودآزمایی پایان هر گفتار و انجام فعالیت‌های مورد نظر، دانسته‌های خود را ارزیابی کنید. این خودآزمایی‌ها برای حصول اطمینان از رسیدن به هدف‌های جزئی و نهایتاً دستیابی به هدف‌های آموزشی نهایی کتاب طرح‌ریزی شده‌اند. لازم به یادآوری است که باید با صرف وقت و دقت کافی تمام فعالیت‌های ذکر شده در خودآزمایی‌ها را انجام دهید. بهتر آن است که پاسخ‌های خود را یادداشت کنید. هرگاه در پاسخ دادن به هر یک از پرسش‌های مندرج در خودآزمایی‌های پایان گفتار با اشکالی روبه‌رو شوید، حتماً با مراجعه به متن مربوطه، اشکال خود را برطرف سازید.

پس از مقایسه‌ی پاسخ‌های خود با متن گفتار، اگر اطمینان یافتید که مطالب درس

را به‌طور صحیح درک کرده‌اید و یا پس از اینکه اشکالات موجود در پاسخ‌های خود را رفع کردید، می‌توانید گفتار بعدی را مطالعه کنید.

۵. در هنگام مطالعه متن کتاب، حتماً از شکل‌های ارائه شده استفاده کنید. این شکل‌ها می‌توانند تأثیر شایسته‌ای در یادگیری شما داشته باشند.

۶. شرح دستگاه‌ها و تکنیک‌های مختلف فقط به منظور بالا بردن سطح آگاهی دانشجویان و رعایت کردن برنامه‌ی ستاد انقلاب فرهنگی است. مطالعه‌ی این گفتار (سوم) اختیاری است.

۷. چون درس زیست شیمی پیش‌نیاز درس زیست‌شناسی سلولی است، لذا گفتار دوم فقط به منظور یادآوری بوده و مطالعه آن اختیاری است.

۸. به خاطر سپردن مطالب جدول‌ها ضرورت ندارد.

مقدمه

طبیعیدانان، از زمان ارسطو تا دوره‌ی رنسانس، اعضای بدن را واحد ساختاری بدن موجودات زنده می‌دانستند. از سده‌ی هفدهم به بعد با اختراع و تکمیل میکروسکوپ، مطالعات میکروسکوپی آغاز و مشاهده شد که یک یاخته می‌تواند بدن موجودی مانند پروتوزوآ[1] را تشکیل دهد و یا اینکه مجموعه‌ای از یاخته‌ها،با توجه به وظایف مشترکشان، بافت‌ها و اندام‌ها را ایجاد کنند و موجود پُریاخته‌ای را به‌وجود آورند.

زیست‌شناسی یاخته به‌عنوان یک دانش، با تکامل روزافزون شناخت یاخته آغاز شد و تدریجاً به شکل‌گیری نظریه‌ی یاخته‌ای انجامید. به‌طور خلاصه، این نظریه بیان می‌کند که: یاخته واحد ساختاری و کنشی همه‌ی موجودات زنده است، و همه‌ی جانوران و گیاهان و میکروب‌ها از یاخته و ترشحات آن تشکیل شده‌اند؛ و هر یاخته از یاخته‌ی قبلی به‌وجود می‌آید.

اختراع و تکمیل میکروسکوپ و روش‌های میکروسکوپی این امکان را به‌وجود آورد که دانش انسان نه تنها در مورد یاخته‌ی مرده‌ی رنگ‌آمیزی شده، بلکه درباره‌ی یاخته‌ی زنده نیز وسعت یابد. مطالعات زیست شیمیایی نشان داده‌اند که فرآورده‌های ماده‌ی زنده و حتّی خود ماده‌ی زنده از همان عناصر موجود درماده‌ی بی‌جان تشکیل شده‌اند. زیست شیمیدانان نه تنها مواد غیرآلی را از تشکیلات پیچیده‌ی یاخته استخراج کردند، بلکه به ملکول‌های پیچیده‌ای مانند پروتئین‌ها، چربی‌ها، پلی‌ساکاریدها و اسیدهای نوکلئیک نیز دست یافتند. این‌گونه مطالعات زیست شیمیایی نیز وحدت را در

---

1. Protozoa

تمام جهان زنده نشان می‌دهد. امروزه مشخص شده است که سازمان شیمیایی یاخته از نظر ساختار و عملکرد از باکتری‌ها تا انسان یکسان است.

این کتاب، که هدف آموزشی نهایی آن **آشنا کردن شما با ساختار و نقش اجزاء یاخته و چرخه‌ی یاخته‌ای است**، در یازده گفتار به شرح زیر تدوین شده است:

در گفتار اول، اجمالاً درباره‌ی نظریه‌ی یاخته‌ای بحث خواهیم کرد و مروری بر ساختار یاخته خواهیم داشت. در این رابطه، ویژگی‌های عمومی ویروس‌ها، پروکاریوت‌ها، یوکاریوت‌ها و روند شکل‌گیری یوکاریوت‌ها مطرح می‌شوند. در گفتار دوّم، ویژگی‌های شیمیایی و فیزیکی یاخته مورد بررسی قرار می‌گیرند. در گفتار سوّم، روش‌های مطالعه‌ی یاخته توضیح داده می‌شوند. در گفتار چهارم، که مربوط به غشای سیتوپلاسمی است، درباره‌ی ساختار ملکولی غشای پلاسمایی، مکانیسم‌های انتقال از طریق مجاری و همچنین پیوندهای یاخته‌ای گفتگو می‌شود. در گفتار پنجم، سیتوپلاسم، اسکلت یاخته‌ای و حرکت یاخته مورد بررسی قرار می‌گیرند. سیستم‌های غشایی درون‌یاخته‌ای در گفتار ششم توضیح داده می‌شوند؛ در این گفتار، ساختار و نقش شبکه‌ی آندوپلاسمی، ریبوزوم و دستگاه گلژی شرح داده می‌شوند. در گفتار هفتم لیزوزوم، میکروبادی و واکوئول توضیح داده خواهد شد. در گفتار هشتم، که مربوط به میتوکندری و کلروپلاست است، ساختار، ترکیب شیمیایی، نقش و منشأ این دو اندامک مورد بررسی قرار می‌گیرند. در گفتار نهم، هسته شرح داده خواهد شد، در این گفتار ساختار و نقش اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی هسته توضیح داده می‌شوند و به کروموزوم‌های استثنایی اشاره می‌گردد. گفتار دهم مربوط به همانندسازی DNA و پروتئین‌سازی است. چرخه‌ی یاخته‌ای و تولیدمثل، گفتار یازدهم را تشکیل می‌دهند. در این گفتار چرخه‌ی یاخته‌ای پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها مورد بررسی قرار می‌گیرند و طی آن به تولیدمثل جنسی در پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها اشاره خواهد شد.

گفتار اول

نظریه‌ی یاخته‌ای و مروری بر ساختار یاخته

پیشگفتار

بدن همه‌ی موجودات زنده از یک یاخته یا بیشتر تشکیل شده است. یاخته واحد حیاتی همه‌ی موجودات زنده است. نظریه‌ی یاخته‌ای در شکل جدیدش بیان می‌کند که همه‌ی موجودات زنده از یک یاخته یا بیشتر تشکیل شده‌اند، که در آن روندهای حیاتی سوخت و ساز و وراثت انجام می‌گیرد.

همه‌ی یاخته‌ها از یک غشای دو لایه‌ی لیپیدی که سیتوپلاسم را دربرگرفته تشکیل شده‌اند. سیتوپلاسم حاوی اندامک‌ها آنزیم‌ها، DNA و سایر مواد حیاتی است. بیشتر «یاخته‌های با پیش‌هسته»[1] از نظر شکل شبیه یکدیگرند، تشکیلات درونی آنها کم است و به‌وسیله‌ی دیواره‌ی سخت یاخته‌ای احاطه شده‌اند. ماده‌ی ژنتیکی در سیتوپلاسم آنها پراکنده است. «یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی»[2]، که از تکامل «یاخته‌های واجد پیش‌هسته» به‌وجود آمده‌اند، تشکیلات درونی بسیار کامل‌تری دارند که در آن اندامک‌ها قسمت‌های جداگانه‌ای را برای فعالیت‌هایی مانند فتوسنتز، تنفس هوازی، ذخیره‌سازی، همانندسازی DNA اشغال کرده‌اند. در این یاخته‌ها، ماده‌ی ژنتیکی درون اندامکی به‌نام هسته قرار دارد. در میان یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی، گیاهان و قارچ‌ها دیواره‌ی یاخته‌ای سختی دارند، درحالی‌که در جانوران چنین دیواره‌ای وجود ندارد و لذا

---

1. Prokaryote
2. Eukaryote

متحرک‌اند.

براساس نظریه سطوح سازمان یافته، ارتباط تفکیک‌ناپذیری با درجات پیچیدگی مختلف میان موجود زنده و غیرزنده وجود دارد، میزان سازمان‌یافتگی هر قدر افزایش یابد، قوانین بیشتری بر آن حکم‌فرما خواهد بود.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از: آشنا ساختن شما با مفهوم نظریه‌ی یاخته‌ای، ویژگی‌های ساختاری و انواع یاخته‌ها.

برای رسیدن به هدف آموزشی کلّی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید؛ یعنی بتوانید:

۱. چگونگی شکل‌گیری نظریه‌ی یاخته‌ای و معنای آن را توضیح دهید.
۲. مدارج سازمانی در سطوح مختلف حیات و چگونگی ارتباط سطوح مختلف با یکدیگر را بیان کنید.
۳. مقیاس‌ها و اندازه‌های مورد استفاده در دانش یاخته‌شناسی و مقیاس‌های این رشته را در سیستم متریک توضیح دهید.
۴. ویژگی‌های یاخته‌های واجد پیش‌هسته را بیان کنید.
۵. ویژگی‌های باکتری‌ها را به‌عنوان یاخته‌های واجد پیش‌هسته شرح دهید.
۶. پلاسمید و نقش آن را در مهندسی ژنتیک شرح دهید.
۷. ساختار و ترکیب ویروس‌ها و طبقه‌بندی آنها را توضیح دهید.
۸. شرایط و چگونگی تکثیر ویروس‌ها را شرح دهید.
۹. ویروس‌ها را با یاخته‌های حقیقی مقایسه کنید.
۱۰. ویژگی‌های یاخته‌های واجد هسته حقیقی را از نظر شکل، اندازه و حرکت توضیح دهید.
۱۱. چگونگی شکل‌گیری و تکامل یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی را با توجه به چهار پدیده‌ی تغییرات ریختی، ائتلاف منابع ژنتیکی، پیدایش نوترکیبی ژنتیکی و گسیختگی ژنی شرح دهید.
۱۲. تفاوت‌ها و شباهت‌های یاخته‌های واجد پیش‌هسته و یاخته‌های دارای هسته‌ی مشخص را از نظر اندازه، شکل و سایر مشخصات با یکدیگر مقایسه کنید.

شکل‌گیری دانش یاخته‌شناسی

یاخته‌شناسی یکی از جوان‌ترین شعب علوم زیستی است. در اواخر سده‌ی نوزدهم، به علت پیشرفت‌های شایان توجهی که در زمینه‌ی مطالعه و شناسایی یاخته حاصل شد، این رشته را به‌عنوان شاخه‌ی جداگانه‌ای از دانش زیست‌شناسی درنظر گرفتند. بدون‌شک، مطالعات اوّلیه درباره‌ی یاخته با استفاده از میکروسکوپ[۱] نوری صورت گرفته و سپس میکروسکوپ با فاز متضاد (میکروسکوپ اختلاف فاز) و سرانجام میکروسکوپ الکترونی ساختارهای درونی یاخته را به‌گونه‌ای نسبتاً دقیق روشن ساخته‌اند. واژه‌ی سلول (یاخته)، که از کلمه‌ی لاتینی Cella به‌معنی فضای میان‌تهی گرفته شده است، نخستین بار در سال ۱۶۶۵ به‌وسیله‌ی رابرت هوک[۲]، فیزیکدان انگلیسی، به حفره‌های کوچکی اطلاق گردید که ضمن مطالعه‌ی ساختار چوب‌پنبه با عدسی‌های ساده و مرکب دیده شد. در واقع آنچه که رابرت هوک در زیر میکروسکوپ مشاهده کرد، دیواره‌ی سلولزی یاخته‌های مرده‌ای بود که تمام محتویات یاخته‌ای آن از بین رفته بود. این قبیل مطالعات بعدها به‌وسیله‌ی دانشمندانی مانند گرو[۳] و مالپیگی[۴] ادامه یافت، ولی نامبردگان تنها موفق به مشاهده‌ی حفره‌های دیواره‌ی سلولزی گردیدند.

در سال ۱۶۷۴، لیونهوک[۵] برخلاف دانشمندان قبلی، یاخته‌هایی را کشف کرد که به‌طور آزاد و جدا از یکدیگر قرار گرفته بودند. او به‌ویژه به‌وجود هسته در بعضی از گویچه‌های سرخ جوان پی‌برد. از آن به بعد، تا بیش از یک سده، همین مختصر اطلاعات را درباره‌ی یاخته می‌دانستند.

نظریه‌ی یاخته‌ای

علت به‌وجود آمدن رشته‌ای به‌نام زیست‌شناسی یاخته را به استقرار «نظریه یاخته‌ای»[۶] مربوط می‌دانند. این نظریه بیان می‌دارد که: کلیه‌ی موجودات زنده، اعم از جانوران،

---

۱. در زبان یونانی micros به معنی کوچک و skopein به معنی دیدن است.

2. Robert Hooke
3. Grew
4. Malpighi
5. Leewenhoek
6. Cell theory

گیاهان و آغازیان، از یاخته و فرآورده‌های یاخته‌ای تشکیل شده‌اند. ماده‌ی زنده فقط به‌صورت یاخته دارای همه‌ی ویژگی‌های زیستی از جمله تولیدمثل است. تولیدمثل ویروس‌ها، که ساختار یاخته‌ای ندارند، جز به کمک یاخته‌ی میزبان میسّر نیست.

نظریه‌ی یاخته‌ای نتیجه‌ی پژوهش‌های متعددی است که از ابتدای سده‌ی نوزدهم به‌وسیله‌ی دانشمندانی مانند میربل[۱] (۱۸۰۲)، اوکن[۲] (۱۸۰۵)، لامارک[۳] (۱۸۰۹)، دوتروشه[۴] (۱۸۲۴) و تورپن[۵] (۱۸۲۶) صورت گرفت. به دنبال کارهای پژوهشگران نامبرده، گیاه‌شناس مشهوری به‌نام شلایدن[۶] (۱۸۳۶)، و جانورشناس برجسته‌ای به‌نام شوان[۷] (۱۸۳۹) این نظریه را به‌طور دقیقی توجیه کردند. بر اساس این نظریه، هر یاخته از تقسیم یاخته‌ی دیگر به‌وجود می‌آید. بعدها که دانش زیست شیمی پیشرفت‌های چشم‌گیری حاصل کرد، ثابت شد که تشابهات اساسی و مهمی در ترکیبات شیمیایی و فعالیت‌های متابولیسمی تمام یاخته‌ها وجود دارد، همچنین مشخص شد که عمل یک اندام نتیجه‌ی فعالیت‌ها و واکنش‌های یاخته‌هایی است که آن اندام را تشکیل می‌دهند.

در سال ۱۸۳۱، بران[۸] مطالعاتی روی هسته‌ی[۹] یاخته انجام داد و یادآور شد که هسته ترکیب اساسی و ثابت یاخته را تشکیل می‌دهد. در سال ۱۸۳۲، واگنر[۱۰] هستک[۱۱] را کشف نموده و دانشمندان دیگری، مانند دوژاردن[۱۲]، شولتز[۱۳]، پورکنژ[۱۴] و مول[۱۵] مطالعات خود را بر روی پروتوپلاسم[۱۶] متمرکز کردند. نخستین فرضیه‌ی یاخته‌ای بر این اصل پایه‌گذاری شد که یاخته از توده‌ای به‌نام پروتوپلاسم، متشکل از هسته و سیتوپلاسم[۱۷] تشکیل‌یافته است که به‌وسیله‌ی غشایی محدود می‌شود.

---

1. Mirbel
2. Oken
3. Lamarck
4. Dutrochet
5. Turpin
6. Schleiden
7. Schwann
8. Brown
9. nucleus
10. Wagner
11. nucleous
12. Dujardin
13. Schultze
14. Purkinje
15. Mohl
16. Protoplasm
17. cytoplasm

دوژاردن، در سال ۱۸۳۵، سیتوپلاسم موجود زنده را چنین تعریف کرد: سیتوپلاسم ماده‌ی کاملاً یکنواختی است که خاصیت ارتجاعی و انقباضی دارد و نور را کمی بیشتر از آب و بسیار کمتر از روغن منکسر می‌کند. بعدها، با شناسایی بیشتر سیتوپلاسم، این تعریف تغییر یافت و امروزه خواص شیمیایی ویژه‌ای را برای سیتوپلاسم درنظر می‌گیرند. سیتوپلاسم از دو قسمت: ماده‌ی زمینه یا هیالوپلاسم[1] و عناصر مختلفی که در این ماده قرار گرفته‌اند تشکیل شده است. این عناصر ممکن است از سازمان‌های درونی یاخته باشند که اصطلاحاً اندامک[2] نامیده می‌شوند یا از متابولیسم یاخته‌ای به‌وجود آمده باشند که آنها را «توده بی‌جان موجود در سیتوپلاسم» (انکلوزیون[3]) می‌گویند. ویرشو[4]، در سال ۱۸۵۵، نشان داد که هر یاخته از یاخته‌ی زنده‌ی دیگر به‌وجود می‌آید. سپس دانشمندان متوجه شدند که هنگام تقسیم یاخته‌ای، تغییرات مهمّی در هسته‌ی یاخته پدید می‌آید. پدیده‌ی تقسیم مستقیم[5] به‌وسیله‌ی رومارک[6] و تقسیم غیرمستقیم[7] به‌وسیله فلمینگ[8] ابتدا در جانوران و سپس به‌وسیله‌ی استراسبورگر[9] در گیاهان کشف گردید. همچنین والدیر[10]، در سال ۱۸۹۰، متوجه شد که یکی از رویدادهای مهمّ هنگام تقسیم میتوز تبدیل شدن هسته‌ی یاخته به رشته‌های رنگ‌پذیر و قابل رؤیت به‌نام کروموزوم[11] و تقسیم مساوی آنها بین هسته‌های دو یاخته‌ی دختر است. از کشفیات مهمّ دیگر این دوره اطّلاع از چگونگی تشکیل یاخته تخم (که از الحاق دو پیش هسته‌ی تخمک و اسپرماتوزوئید حاصل می‌شود) بوده است و دانسته شد که همین یاخته تخم است که منشأ پیدایش یک فرد کامل می‌گردد. این مسئله در سال ۱۸۷۵ به‌وسیله‌ی هرت‌ویگ[12] روشن شد و بدین‌ترتیب نظریه‌ی یاخته‌ای در دانش جنین‌شناسی نیز گام نهاد.

این اطّلاعات دانشمندان را تدریجاً به یکی از مفاهیم مهمّ زیستی یعنی نظریه‌ی

---

1. hyaloplasm
2. organelle
3. inclusions
4. Virchow
5. amitosis
6. Remark
7. mitosis
8. Flemming
9. Strasburger
10. Waldeyer
11. chromosome
12. Hertwig

یاخته‌ای رهنمون شد. اهمیت نظریه‌ی یاخته‌ای در این است که یاخته را به‌عنوان واحد ساختاری بدن همه‌ی موجودات زنده معرفی می‌کند. این نظریه بیان می‌دارد که:

۱. بدن همه‌ی موجودات زنده از یاخته و فرآورده‌های یاخته‌ای تشکیل شده است.

۲. یاخته واحد ساختاری و کنشی همه‌ی موجودات زنده است.

۳. هر یاخته از یاخته‌ی دیگر به‌وجود می‌آید.

تقریباً در سال ۱۸۷۵ بووری[۱] و وان‌بندن[۲] به‌وجود سانتروزوم[۳] در سیتوپلاسم یاخته پی بردند و پس از آن به ترتیب آلتمن[۴] و بِندا[۵]، در سال ۱۸۹۷، میتوکندری[۶] و گلژی[۷]، در سال ۱۸۹۸، دستگاه گلژی[۸] را کشف کردند. در سال ۱۸۹۲ هرت‌ویگ، با انتشار کتابی تحت عنوان «یاخته و بافت» دانش یاخته‌شناسی[۹] را به عنون شاخه‌ای از دانش زیست‌شناسی به‌طور جداگانه مورد مطالعه و بررسی قرار داد.

امروزه با پیشرفت‌های قابل توجه علمی و تکمیل میکروسکوپ الکترونی، تحول بزرگی در دانش یاخته‌شناسی به‌وجود آمده است. این مطالعات رابطه‌ی نزدیکی را بین این شاخه از دانش زیست‌شناسی با شاخه‌های دیگر این دانش، به‌ویژه ژنتیک، فیزیولوژی و زیست شیمی آشکار ساخته است. تاریخچه‌ی ژنتیک از ابتدا، رابطه‌ی نزدیکی را با دانش یاخته‌شناسی نشان می‌دهد و امروزه از مجموعه‌ی این دو علم رشته‌ی جدید به‌نام سیتوژنیک[۱۰] به‌وجود آمده است. شکل ۱-۱ نمودار سازمانی زیست‌شناسی یاخته را نشان می‌دهد.

مدارج سازمانی در سطوح مختلف

حیات[۱۱] در جهان هستی در سطوح مختلفی مورد بررسی قرار می‌گیرد. سطوح مختلف

---

1. Boveri
2. Van Benden
3. centrosome
4. Altmann
5. Beneda
6. mitochondrion
7. Golgi
8. Golgi apparatus
9. Cytology
10. Cytogenetic

۱۱.. حیات جزء مفاهیم بدیهی است و کلیه‌ی مفاهیم بدیهی تعریف ناپذیرند. حیات را فقط از ویژگی‌ها و تظاهرات منبعث از آن می‌توان شناخت.

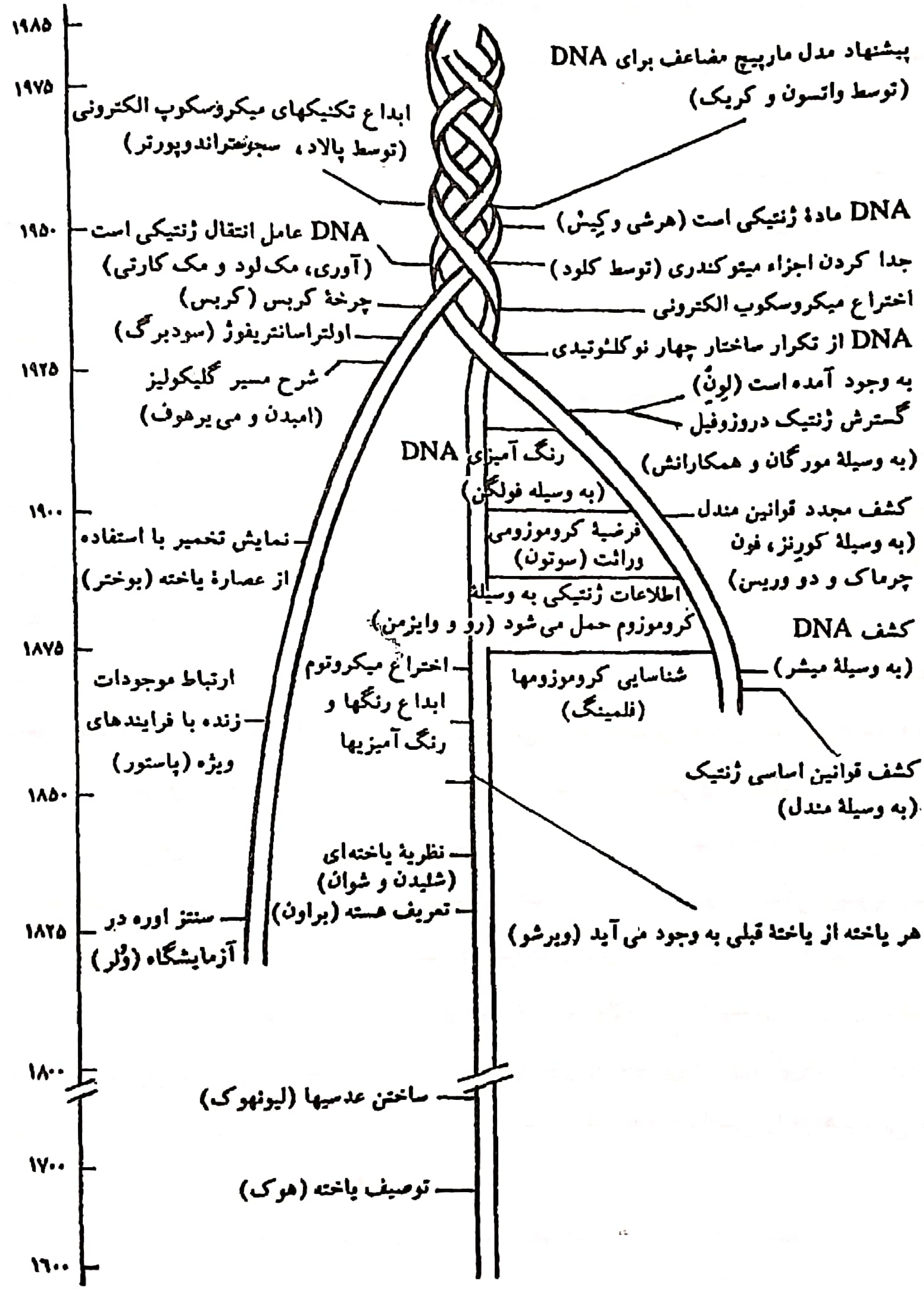
را در این تعریف ژن‌ها، کروموزوم‌ها، هسته، سیتوپلاسم، یاخته، بافت، موجود در سرانجام محیط تشکیل می‌دهند. هر یک از این سطوح دارای ویژگی خاصی است و ضمناً با سطح یا سطوح دیگر ارتباط مستقیم و غیرمستقیم دارد.

میزان سازمان یافتگی در هر یک از این سطوح نسبت به دیگری از پیچیدگی متفاوتی برخوردار است. به‌طور مثال، با وجود اینکه یاخته و یا موجود زنده از مجموعه‌ی اتم‌ها ساخته شده‌اند، اما جزءجزء اتم‌ها به تنهایی فاقد تظاهرات حیاتی‌اند. تنها نحوه‌ی ترکیب یافتن و میزان ارتباط و پیچیدگی آنهاست که پدیده‌ها و در نتیجه قوانین حیاتی را در یک یاخته‌ی زنده، یک موجود و سرانجام حیات را در روی کره‌ی زمین شکل می‌دهد. یکی از وظایف علم زیست‌شناسی تعیین میزان این ارتباط و پیچیدگی در میان سطوح مختلف حیات است. از این‌رو، ارتباط تفکیک‌ناپذیری میان موجود زنده و غیرزنده برقرار می‌گردد، زیرا براساس نظریه‌ی سطوح سازمان‌یافته (نظریه‌ی نیدهام[1])، جهان شامل جهان زنده و جهان غیرزنده (بی‌جان) است. میزان سازمان یافتگی ماده هرقدر افزایش یابد، قوانین بیش‌تری بر آن حکم‌فرما خواهد بود. به‌طور مثال با وجود اینکه اجزاء غشای پلاسمایی از عناصری نظیر کربن، هیدروژن، اکسیژن، فسفر و غیره تشکیل می‌یابد، اما ترکیب آنها با یکدیگر و تولید مولکول‌های چربی و پروتئین به آنها خاصیت‌هایی می‌بخشد که هر یک از آنها عناصر به‌تنهایی فاقد آن خواص‌اند. پس از اینکه چربی و پروتئین با هم ترکیب شدند و به شکل لیپوپروتئین درآمدند، خواص جدیدی را پیدا می‌کنند که مولکول‌های سازنده‌ی آنها به‌تنهایی از آن خواص بی‌بهره‌اند و آنگاه که لیپوپروتئین غشای پلاسما را بسازد، در ارتباط با سیتوپلاسم ویژگی‌هایی را پیدا می‌کند که لیپوپروتئین به تنهایی آن ویژگی‌ها را ندارد. از این‌رو در جای خود قرار گرفتن هر یک از اجزاء واحد زنده خواصی را فراهم می‌آورد که اجزاء آنها به تنهایی فاقد آن هستند.

در شکل ۱-۲، مدارج مختلف سازمانی موجود زنده به‌وسیله‌ی حلقه‌های متحدالمرکز مجسم شده است. در این تصویر، روابط بین دوایر به‌گونه‌ای است که هر دایره به‌عنوان محیط زیست طبقه‌ی درونی‌تر منظور می‌شود؛ به این معنی که هر سطحی

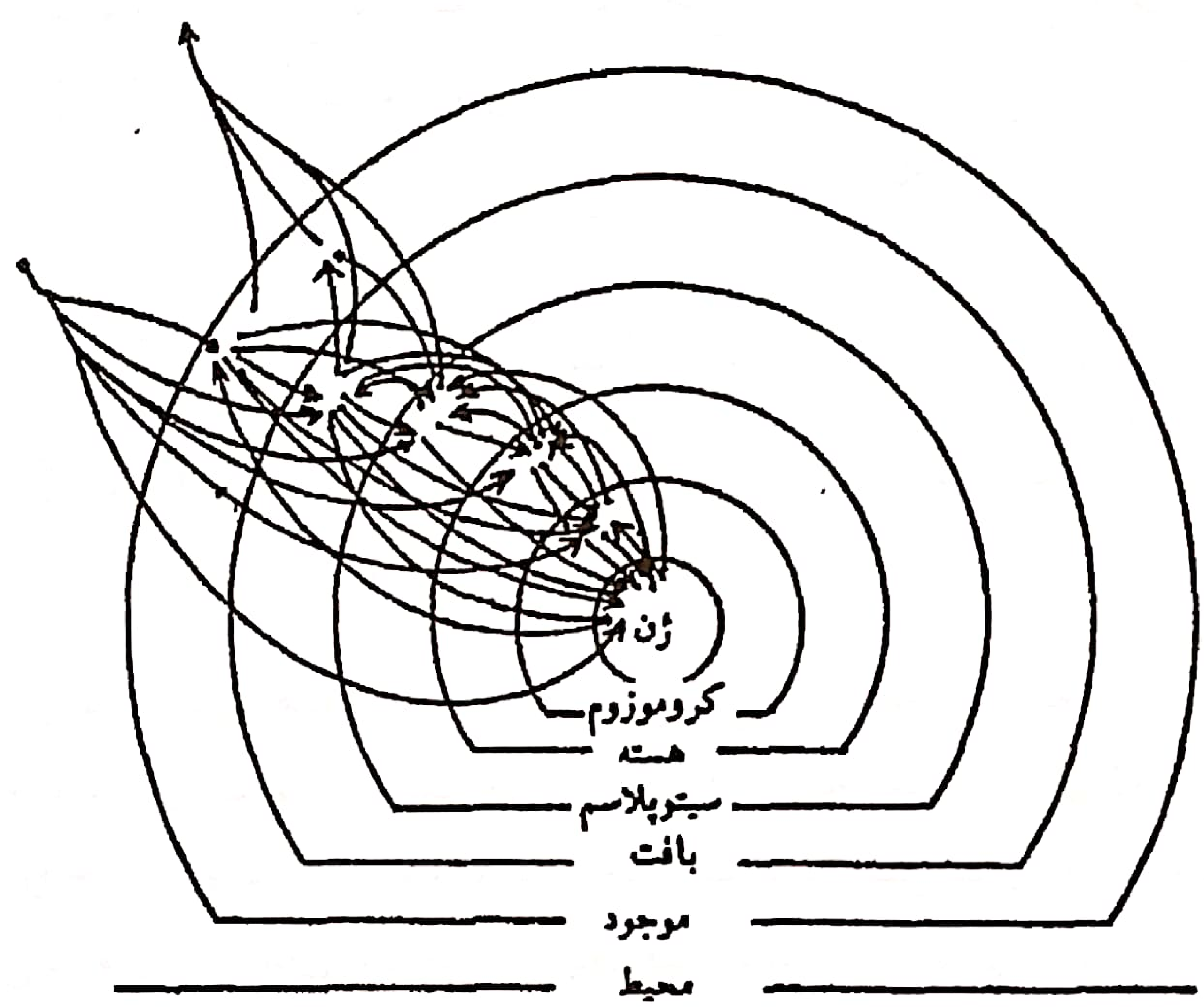
---

1. Needham, J., Order and Life, Yale University Press, New York, 1936.



شکل ۱-۱. خط زمانی زیست‌شناسی یاخته. اگر چه زیست شیمی، یاخته‌شناسی و ژنتیک به‌عنوان رشته‌های جدید شناخته شده‌اند، ولی رابطه‌ی بسیار نزدیکی را با دانش زیست‌شناسی یاخته نشان می‌دهند.

روابط نزدیکی با سطح ماقبل خود دارد. شبکه‌ی برداری که در این تصویر به چشم می‌خورد منعکس‌کننده‌ی ارتباط چند جانبه و بسیار پیچیده‌ای است که مابین سطوح مختلف یا، به عبارت دیگر محیط‌های متعدد وجود دارد. درونی‌ترین این دوایر معرف ژن‌هاست و سپس به‌ترتیب کروموزوم، هسته، سیتوپلاسم، بافت، موجود و سرانجام محیطی که موجود در آن به‌سر می‌برد مجسم گردیده است. در این تصویر کوشش شده است که ارتباط پیچیده‌ی سطوح مختلف حیات نشان داده شود. این ارتباط به‌وسیله‌ی انتقال انرژی برقرار می‌شود که خود این امر مستلزم ورود و خروج مستمر ماده و انرژی است.



شکل ۱-۲. نمایش سطوح مختلف سازمانی موجود زنده.

مقیاس‌ها و اندازه‌ها در زیست‌شناسی یاخته

حد و مرز اندازه‌ها در سیستم‌های زیستی مشخص و تعیین شده‌اند. چنین مرزهایی متکی به حد بزرگ‌نمایی ابزاری هستند که مورد استفاده قرار می‌گیرند (جدول ۱-۱). حد بینایی در انسان اندکی کمتر از ۰/۱ میلی‌متر است، اما اندازه‌ی بسیاری از یاخته‌ها از

این حد کمتر است و مشاهده‌ی آنها تنها با استفاده از میکروسکوپ امکان‌پذیر است. حد بزرگ‌نمایی میکروسکوپ معمولی دویست نانومتر است. بسیاری از اجزاء یاخته از این اندازه نیز کوچک‌ترند و برای دیدن آنها، میکروسکوپ الکترونی مورد نیاز است.

جدول ۱-۱. رابطه‌ی بین بزرگی اجزاء سیستم‌های زنده و روش‌هایی که برای بررسی آنها مورد استفاده قرار می‌گیرند. در این جدول اندازه‌ها برمبنای سیستم متریک و به قرار زیر است: هر میلی‌متر برابر با یک‌هزار میکرومتر (میکرون) و هر میکرومتر را برابر با هزار نانومتر و هر نانومتر برابر با ده آنگستروم است، از این‌رو هر میلی‌متر برابر است با ده میلیون آنگستروم.

اندازه‌ها	نام رشته	نوع اجزاء	روش بررسی
از یک دهم میلی‌متر (۱۰۰ میکرومتر) به بالا	تشریح آناتومی	اندام‌ها	مشاهده با چشم غیرمسطح یا ذره‌بین
از ده تا صد میکرومتر	بافت‌شناسی	بافت	میکروسکوپ با نور معمولی
از ۰/۲ میکرومتر (۲۰۰ نانومتر) الی ده‌میکرومتر	یاخته‌شناسی	یاخته و باکتری	میکروسکوپ مجهز به اشعه‌ی ایکس
از یک تا ۲۰۰ نانومتر	ریخت‌شناسی فراساختاری	ضمایم یاخته و ویروس	میکروسکوپ مجهز به نور قطبیده (پلاریزه) و میکروسکوپ الکترونی
کوچک‌تر از یک نانومتر	اتم‌شناسی و مولکول‌شناشی	آرایش اتم‌ها	استفاده از انکسار اشعه‌ی ایکس

از نظر ریختی، همه‌ی رشته‌های زیست‌شناسی در حیطه‌ی تشریح[۱] قرار می‌گیرند. تشریح به معنای اعم عبارت است از: جدا کردن اجزاء مختلف به‌گونه‌ای که هر یک از اجزاء را جداگانه و نیز در ارتباط با سایر اجزاء مورد بررسی قرار دهند، خواه این بررسی در مورد اندام‌های یک جانور یا یک گیاه باشد، یا ضمایم مختلف یاخته، یا مقایسه‌ی مولکول‌ها از لحاظ اندازه. بدیهی است که برای مطالعه‌ی هر یک از جنبه‌های مختلف از ابزارها و روش‌های مختلف متفاوتی استفاده می‌شود. لذا برحسب نوع مطالعه، این‌گونه بررسی‌ها را تحت عناوین تشریح، بافت‌شناسی، یاخته‌شناسی، و زیست‌شناسی مولکولی مرزبندی کرده‌اند (جدول ۱-۱).

برای تجسم سازمان مولکولی یک سیستم زیستی باید اطلاعاتی درباره‌ی

---

۱. Anatomy یا تشریح واژه‌ای یونانی است متشکل از دو ریشه‌ی temnein = to cut , ana = up

مولکول‌های اصلی سازنده‌ی آن، به‌ویژه مولکول‌های درشتی مانند اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها و پلی‌ساکاریدها داشته باشیم. لیپیدها که ساختاری کوچک‌تر از مولکول‌های فوق دارند نیز نقش مهمی را در یاخته ایفا می‌کنند.

این مولکول‌ها باید از نظر اندازه، شکل، بارالکتریکی، ویژگی‌های فضایی - شیمیایی و بنیان‌های فعال که وارد واکنش‌های شیمیایی می‌شوند، مورد مطالعه‌ی قرار گیرند. در سال‌های اخیر، در تجزیه‌ی ساختار مولکولی پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و ساختارهای پیچیده‌ی مولکول‌های بزرگ‌تر مانند ویروس‌ها با بهره‌گیری از اشعه‌ی ایکس به پیشرفت‌های زیادی نایل آمده‌اند. این رشته‌ی مهم را زیست‌شناسی مولکولی گویند.

در سطح یاخته‌شناسی، ساختارهای دقیق میکروسکوپی و ساختارهای مولکولی که با تکنیک‌های میکروسکوپی بررسی می‌شوند مورد نظرند.

میکروسکوپ الکترونی مهمترین وسیله برای مطالعه‌ی آن دسته از ساختارهای یاخته‌ای است که با میکروسکوپ معمولی قابل دیدن نیستند اندامک‌هایی که اندازه‌ی آنها بین ۰/۴ تا ۲۰۰ نانومتر است با این میکروسکوپ مشاهده می‌شوند.

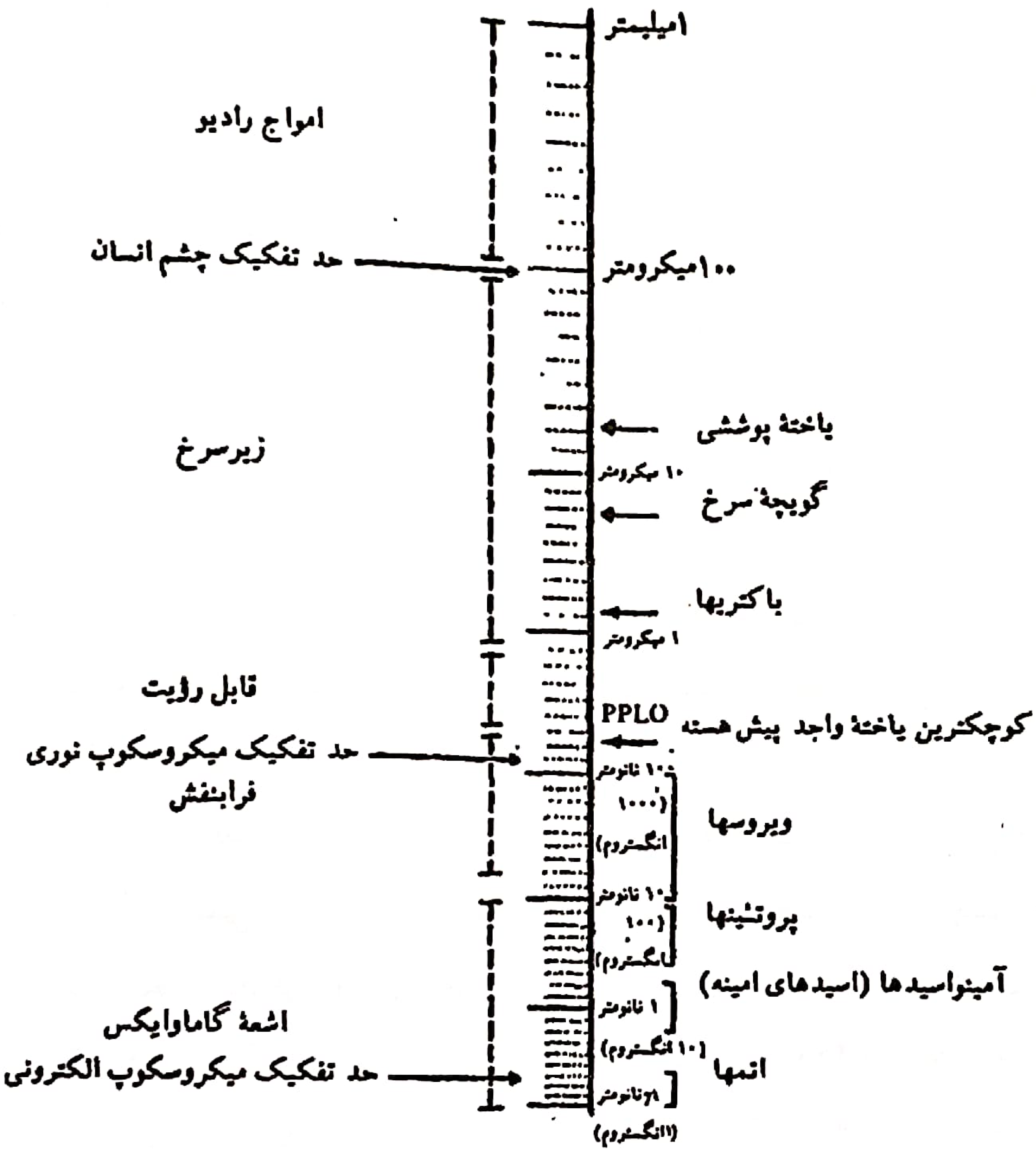
در شکل ۱-۳، اندازه‌ی یاخته‌های مختلف، باکتری‌ها، ویروس‌ها و مولکول‌ها براساس مقیاس لگاریتمی بیان شده و با طول موج تابش‌های مختلف و همچنین قدرت تفکیک چشمی میکروسکوپ نوری و میکروسکوپ الکترونی مقایسه شده است. توجه داشته باشید که قدرت تفکیک بزرگ‌نمایی میکروسکوپ نوری ۲۰۰ نانومتر یعنی ۵۰۰ برابر بینایی چشم (10^5 نانومتر) و بزرگ‌نمایی میکروسکوپ الکترونی ۵۰۰ برابر میکروسکوپ نوری است.

بعضی از اندامک‌های یاخته‌ای مانند میتوکندری، سانتریول، کروموزوم و هستک با میکروسکوپ نوری دیده می‌شوند اما اندامک‌های دیگری چون ریبوزوم، غشای یاخته‌ای، تار ماهیچه‌ای[1]، کروماتیدها[2]، ریزلوله‌ها[3] و وزیکول‌های سیناپسی فقط به‌وسیله‌ی میکروسکوپ الکترونی مشاهده می‌شوند.

---

1. myofilament
2. chromatids
3. microtubules

جدول ۱-۲، ابعاد خطی و وزن را، کـه در رابطـه بـا ابعـاد مولکـولی و یاختـه‌ای معمولاً مورد استفاده قرار می‌گیرند، نشان می‌دهد. آشنایی با ابعاد و شکل مولکـول‌هـای زیستی و چگونگی ارتباط آنها با ابعاد ساختارهای گوناگون درون‌یاخته‌ای لازم است.



شکل ۱-۳. مقیاس لگاریتمی اندازه‌های میکروسکوپی هر تقسیم ۱۰ مرتبه کوچک‌تر از تقسیم بالایی است. در سمت چپ طول موج‌های مختلـف طیـف الکترومغناطیـسی و قدرت تفکیک چشمی انسان، میکروسکوپ نوری و میکروسکوپ الکترونـی نمـایش داده شده است. در سمت راست اندازه‌هـای یاختـه‌هـای مختلـف، بـاکتری‌هـا، PPLO (کوچک‌ترین موجود زنده‌ی شناخته شده)، ویـروس‌هـا، مولکـول‌هـا و اتـم‌هـا دیـده می‌شود.

در گذشته ابعاد مولکولی به آنگستروم[1]، ابعاد یاخته‌ای به میکرون و طول موج بـه

1. Angstrom (A°)

میلی‌میکرون و براساس یک میکرون[1] مساوی با یک‌هزارم میلی‌متر داده می‌شد. طبق توافق‌های بین‌المللی، امروزه واحد متریک نانومتر[2]، میکرومتر[3] و میلی‌متر توصیه می‌شود. برهمین اساس، طول موج نور و ابعاد مولکولی به نانومتر (nm) و ابعاد (اندازه‌های) یاخته‌ای به نانومتر و یا میکرومتر آمده است.

وزن مواد یا اجزاء مهم یاخته‌ای به پیکوگرم[4] (10^{-12} gr یا ۱ pg = ۱ μμg) و وزن مولکولی به دالتون[5] بیان می‌شود. دالتون واحد وزن مولکولی و معادل یک اتم هیدروژن است. به‌عنوان مثال، وزن مولکولی آب ۱۸ دالتون است و وزن مولکولی هموگلوبین ۶۴/۵۰۰ دالتون تخمین زده شده است.

جدول ۱-۲، ارتباط بین ابعاد، خطی و وزن در سیتوشیمی

بعد خطی	وزن	نام رشته
یک سانتی‌متر	یک گرم	بیوشیمی عمومی
یک میلی‌متر	یک میلی‌گرم با 10^{-3} گرم	میکروشیمی
صد میکرومتر	یک میکروگرم با 10^{-6} گرم	هیستوشیمی
یک میکرومتر	یک میکروگرم (با یک پیکوگرم یا 10^{-12} گرم)	سیتوشیمی

خودآزمایی ۱-۱

۱. حیات در جهان هستی در چه سطوحی مورد بررسی قرار می‌گیرد؟ آیا همه‌ی این سطوح ویژگی مشترکی دارند؟ آیا ارتباطی بین این سطوح دیده می‌شود؟

۲. نظریه‌ی نیدهام درباره‌ی سطوح سازمان‌یافته را تعریف کنید و مثال بزنید.

۳. قدرت تفکیک چشمی در انسان، میکروسکوپ نوری و میکروسکوپ الکترونی چقدر است؟

۴. علم تشریح را تعریف کنید.

۵. دالتون چه واحدی است و در چه مواردی به‌کار می‌رود؟

۶. نظریه‌ی یاخته‌ای را بیان کنید.

---

1. Micron (μ)
2. Nanometer (nm)
3. Micrometer (μm)
4. Picogram (pg)
5. Dalton (D)

انواع یاخته‌ها

اختراع میکروسکوپ الکترونی، اطلاعات نسبتاً وسیعی را درباره‌ی ساختار درونی یاخته آشکار کرد. بر مبنای ساختار درونی یاخته، دو نوع یاخته در جهان جانداران وجود دارد:

۱. یاخته‌های واجد پیش‌هسته، مانند باکتری‌ها، جلبک‌های سبز - آبی، و میکوپلاسما[1]. در این یاخته‌ها که ساختاری ساده دارند، هسته یکپارچه نبوده و دارای غشا نیست.

۲. یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی که در جانوران و اکثر گیاهان وجود دارند. در این یاخته‌ها هسته یکپارچه بوده و اگر اجزاء سیتوپلاسم مشخص‌اند.

هر دو نوع یاخته را غشای سیتوپلاسمی احاطه می‌کند. در یاخته‌های واجد پیش‌هسته، غشای سیتوپلاسمی تنها لایه‌ی بیرونی یاخته به‌شمار می‌رود و هسته‌ی جسم مشخص نیست. اجزاء آن نیز به‌صورت رشته‌های پراکنده یا دانه‌های ریز درون سیتوپلاسم موجودند. ریبوزوم‌های این گونه یاخته‌ها نیز کوچک‌تر و سبک‌ترند. در چگونگی تقسیم این دو نوع یاخته تفاوت‌هایی وجود دارد. تفاوتی نیز در حالت فیزیکی آنهاست، بدین معنی که جنبش سیتوپلاسمی در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی باعث جابه‌جایی اندامک‌ها و مواد درون‌یاخته می‌شود و حال آنکه چنین جنبشی در یاخته‌های واجد پیش‌هسته مشاهده نمی‌گردد. واکوئول نیز در این یاخته‌ها دیده نمی‌شود.

ویژگی‌های عمومی یاخته‌های واجد پیش‌هسته (پروکاریوت‌ها)

چنانکه گفته شد، یاخته‌های واجد پیش‌هسته، بر خلاف یاخته‌های عالی هسته‌ی حقیقی دارند، فاقد غشای هسته‌ای هستند و ماده‌ی ژنتیکی آنها در تماس مستقیم با سایر اجزاء یاخته است.

این یاخته‌ها از نظر تکاملی، اجداد یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی هستند. در حقیقت سنگواره‌ی این یاخته‌ها به سه میلیارد سال پیش باز می‌گردد، درحالی‌که سنگواره‌ی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی احتمالاً از یک میلیارد سال پیش دیده شده است. با وجود تفاوت‌هایی که بین‌یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی و یاخته‌های واجد

1. Mycoplasma

پیش‌هسته دیده می‌شود (جدول ۱-۳)، شباهت‌های قابل ملاحظه‌ای نیز از نظر ساختار مولکولی و نقش آن وجود دارد. به‌عنوان مثال، همه‌ی موجودات زنده رمز ژنتیکی یکسان و دستگاه پروتئین‌سازی مشابهی برای سنتز پروتئین دارند.

بیشتر یاخته‌های واجد پیش‌هسته هتروتروف[1] (دگرغذا) هستند، یعنی از مواد آلی محیط کشت استفاده می‌کنند. معدودی باکتری‌ها ممکن است مواد غیرآلی را اکسید کنند (مانند SH_2 به S یا H_2 به H_2O. جلبک‌های سبز ـ آبی اتوتروف[2] (خود غذا) هستند، یعنی با استفاده از آب، Co_2 و انرژی نوری خورشید، با انجام پدیده‌ی فتوسنتز مواد غذایی خود را می‌سازند. جلبک‌های سبز ـ آبی کلروفیل دارند و به‌وسیله‌ی کلروفیل نور را جذب می‌کنند.

بیشتر یاخته‌های واجد پیش‌هسته کوچک‌اند و اندازه‌ی آنها بین یک تا ۱۰ میکرومتر متغیر است، امّا اندازه‌ی بعضی جلبک‌های سبز ـ آبی مانند اُسیلاتوریا[3] ممکن است به ۶۰ میکرومتر برسد.

در زیست‌شناسی یاخته، علاوه بر یاخته‌های واجد پیش‌هسته و یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی، ویروس‌ها[4] را هم باید درنظر گرفت. اگرچه ویروس‌ها یاخته‌های حقیقی نیستند ولی در به‌وجود آوردن بعضی از مواد خود سهیم‌اند.

باکتری‌ها

در توصیف مختصر ویژگی‌های باکتری‌ها[5]، عمدتاً از اشریشیاکولی[6] به‌عنوان نمونه‌ی یاخته‌ی واجد پیش‌هسته که بیشتر مورد مطالعه قرار گرفته استفاده می‌کنیم. این باکتری، که از آن به بعد آن را به‌عنوان «اِ.کولی[7]» نام می‌بریم، در محیط مایع محتوی گلوکوزو مقداری یون‌های کانی به آسانی کشت داده می‌شود. زمان تقسیم آن در دمای ۳۷° C، ۶۰ دقیقه است. حال اگر به این محیط بازهای پورین و پیریمیدین (سازنده‌های

1. heterotroph
2. autotroph
3. Oscillatoria Princeps
4. Viruses
۵. S واحد ضریب سودبرگ Svedberg است که برای اندازه و شکل مولکول‌ها به‌کار می‌رود.
۶. *Bacteria* ـ شرح مفصل باکتری‌ها و ویروس‌ها در کتاب میکروبیولوژی عمومی آمده است.
7. Escherichia coli

اسیدنوکلئیک) و همچنین اسیدهای آمینه افزوده شود، زمان تقسیم به ۲۰ دقیقه کاهش می‌یابد.

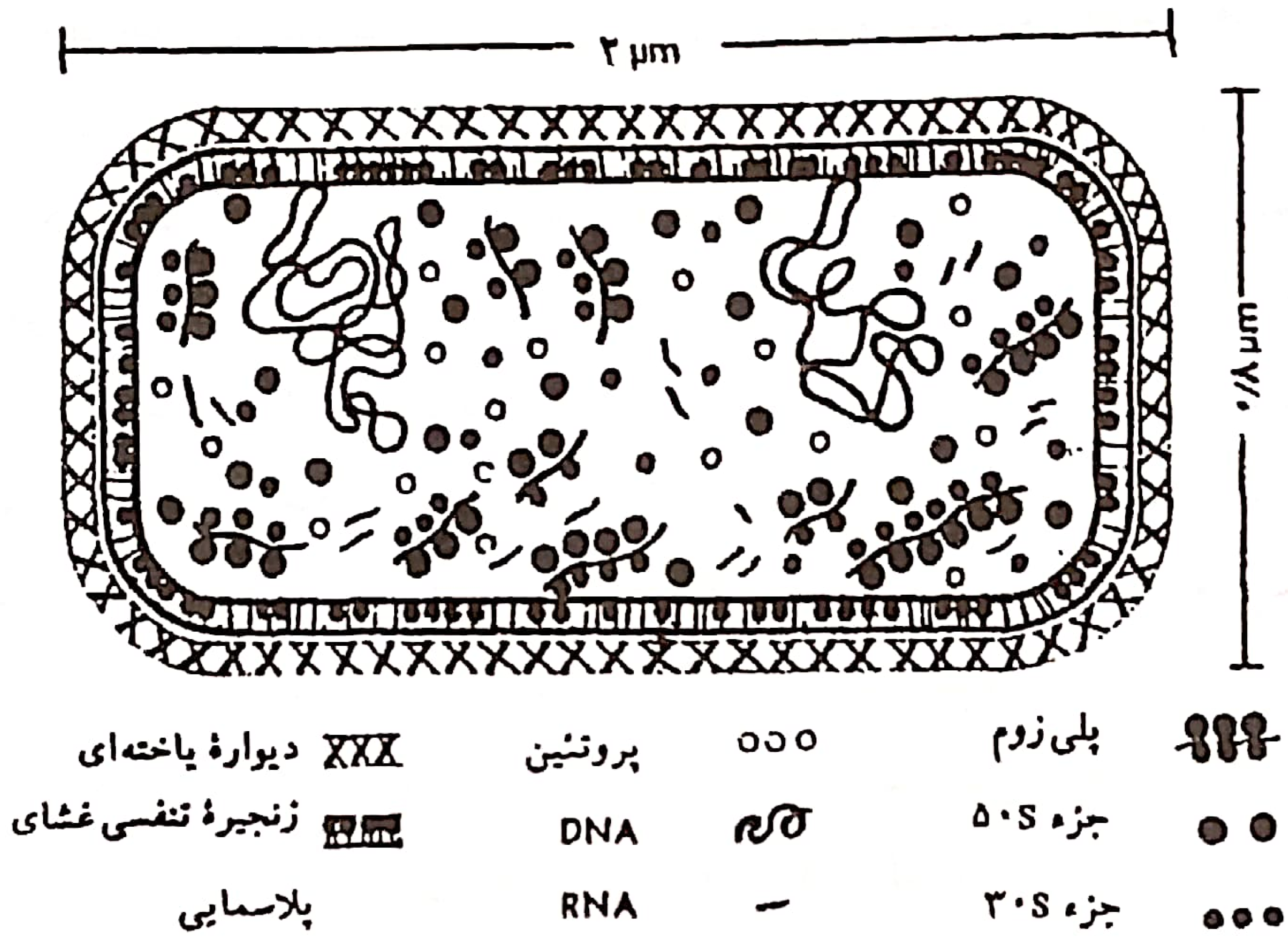
جدول ۱-۳. مقایسه‌ی ساختار یاخته‌های واجد پیش‌هسته و یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی.

	یاخته‌های واجد پیش‌هسته باکتری‌ها، جلبک‌های سبز ـ آبی و میکوپلاسما	**یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی** پروتوزوآ، جلبک‌های دیگر، متافیتا[1] و متازوآ[2]
غشای هسته	ندارد	دارد
اسیددزوکسی نوکلئیک (DNA)	عریان	همراه با پروتئین‌ها
کروموزوم‌ها	منفرد	چندتایی
هستک	ندارد	دارد
تقسیم	غیرمیتوزی	میتوزی و میوزی
ریبوزوم‌ها	(۳۰s + ۵۰s) = ۷۰s[3]	(۴۰s + ۶۰s) = ۸۰S
غشاهای درونی	ندارد	دارد
میتوکندری	آنزیم‌های تنفسی و فتوسنتزی در غشای پلاسمایی قرار دارند	دارد
کلروپلاست	ندارد	فقط در یاخته‌های گیاهی وجود دارد
دیواره‌ی یاخته‌ای	غیرسلولوزی	فقط در یاخته‌های گیاهی وجود دارد
اگزوسیتوزوآندوسیتوز	ندارد	دارد
وسیله‌ی حرکت	تازه‌ی تک‌رشته‌ای	مژه و تاژه

چنانکه در شکل ۱-۴ نشان داده شده است، یک یاخته‌ی اِ. کولی ۲ میکرومتر طول و ۰/۸ میکرومتر ضخامت دارد و به‌وسیله‌ی دیواره‌ی سخت یاخته‌ای به ضخامت ۱۰ نانومتر یا بیشتر احاطه شده است. این دیواره از مولکول‌های پروتئین، پلی ساکارید و لیپید تشکیل‌یافته است. درون دیواره‌ی یاخته‌ای، غشای پلاسمایی یا ساختار لیپوپروتئینی قرار دارد که به منزله‌ی سدّ مولکولی است؛ بدین معنی که ورود و خروج مولکول‌های کوچک و یون‌ها را کنترل می‌کند و محیط درونی کاملاً تنظیم شده‌ای را برای پروتوپلاسم باکتری به‌وجود می‌آورد. جالب توجه این است که آن گروه از آنزیم‌هایی که در اکسایش متابولیت‌ها شرکت می‌کنند و در زنجیره‌ی تنفسی نقش دارند،

1. Metaphyta
2. Metazoa

در این غشا موجود هستند درحالی‌که این آنزیم‌ها در یاخته‌های با هسته‌ی حقیقی در میتوکندری‌ها قرار دارند.



شکل ۱-۴. طرح ساده‌ی باکتری اشریشیاکولی. در این طرح دو کروموزوم به طول یک میلی‌متر (10^6 نانومتر) به غشای یاخته‌ای چسبیده‌اند. ۳۰s و ۵۰s دو جزء کوچک و بزرگ ریبوزوم هستند.

کروموزوم باکتری «اِ.کولی» به‌صورت یک مولکول DNAی حلقوی بدون پوشش پروتئینی است. باید به خاطر داشت که این DNA، که در حالت بازشده یک میلی‌متر (10^6 نانومتر) طول دارد، همه‌ی اطلاعات ژنتیکی موجود زنده را دربردارد. در حقیقت مولکول DNA در این باکتری اطلاعات ژنتیکی کافی جهت سنتز ۲۰۰۰ الی ۳۰۰۰ پروتئین مختلف را داراست. مولکول DNA به‌طور تاشده و جمع‌شده در ناحیه‌ی هسته‌ای قرار دارد. هیچ نوع غشای هسته‌ای وجود ندارد. در شکل ۱-۴، دوکروموزوم نشان داده شده نمایانگر آن‌اند که همانندسازی صورت گرفته و یاخته آماده تقسیم است. نکته‌ی مهم در این طرح اتصال DNA به غشای پلاسمایی است. این اتصال ممکن است در جداشدن دو ماده ژنتیکی بعد از همانندسازی نقش داشته باشد. باکتری‌های ویژه‌ای که در مقابل آنتی‌بیوتیک‌ها مقاوم‌اند، علاوه بر یک کروموزوم، دارای DNAی حلقوی

کوچک برون کروموزومی هستند، که پلاسمید[1] نامیده می‌شود. پلاسمید مستقل از DNAی کروموزوم باکتری به تکثیر می‌پردازد. اندازه‌ی پلاسمیدها بسیار متغیر است. برخی از آنها فقط یک تا سه ژن را دربر می‌گیرند و اندازه‌ی بعضی هم به ۳۰٪ کروموزوم باکتری می‌رسد. گروهی از پلاسمیدها ژن‌هایی دارند که باکتری را در برابر آنتی‌بیوتیک‌ها مقاوم می‌سازند. باکتری‌های واجد این گونه پلاسمید را غالباً نمی‌توان به‌وسیله‌ی آمپیسیلین، استرپتومایسین و سایر آنتی‌بیوتیک‌ها از پای درآورد. از پلاسمیدها برای وارد ساختن DNAی، نوترکیب به درون باکتری استفاده می‌کنند. بدین‌ترتیب که پلاسمید را از باکتری، مثلاً اِ.کولی، جدا می‌کنند و آن را تحت تأثیر آنزیم محدودکننده در نقطه‌ی معینی از هم می‌شکافند، در نتیجه یک پلاسمید خطی به‌وجود می‌آید. این پلاسمید محتوی ژن‌هایی است که باکتری را در برابر آنتی‌بیوتیک تتراسیکلین مقاوم می‌سازد. سپس همین نوع آنزیم محدودکننده را برای جدا کردن قطعاتی از DNAی نوعی جانور مانند وزغ به‌کار می‌برند. آنگاه قطعات DNAی وزغ را با استفاده از DNA لیگاز[2]، به پلاسمید متصل می‌کنند و سپس DNAی ترکیب را به باکتری اِ. کولی وارد می‌کنند. این تکنیک را «مهندسی ژنتیک یا دستکاری ژنتیک[3]» گویند.

در اطراف DNA حدود ۲۰۰۰۰ الی ۳۰۰۰۰ ریبوزوم[4] به قطر ۲۵ نانومتر قرار گرفته‌اند که از اسید ریبونوکلئیک و پروتئین ساخته شده‌اند. ریبوزوم‌ها محلّ سنتز پروتئین هستند و به‌صورت گروهی، پلی‌زوم[5] را تشکیل می‌دهند. هر ریبوزوم از دو جزء نابرابر تشکیل شده است. بقیه‌ی فضای یاخته را اسیدریبونوکلئیک‌های مختلف، آب، مولکول‌های پروتئین (شامل آنزیم‌ها) و مولکول‌های مختلف کوچک‌تر پر کرده است.

باکتری‌های متحرک دارای تاژک[6]هایی هستند که قطر آنها ۱۰ نانومتر و طولشان متفاوت است. این تاژک‌ها وسیله‌ی حرکت باکتری‌ها به‌شمار می‌آیند. تاژک در باکتری‌ها یک رشته‌ای است درحالی‌که مژک[7]ها و تاژک‌های یاخته‌های واجد هسته‌ی

---

1. Plasmid
2. ligase
3. Genetic engineering
4. ribosome
5. Polysome
6. flagellum
7. cilia

حقیقی چندرشته‌ای هستند.

از آنچه درباره‌ی اِ.کولی گفته شد چنین برمی‌آید که برای حداقلِ اندازه‌ی یک یاخته باید محدودیتی وجود داشته باشد. با این وجود، یک یاخته باید به اندازه‌ی کافی بزرگ باشد تا:

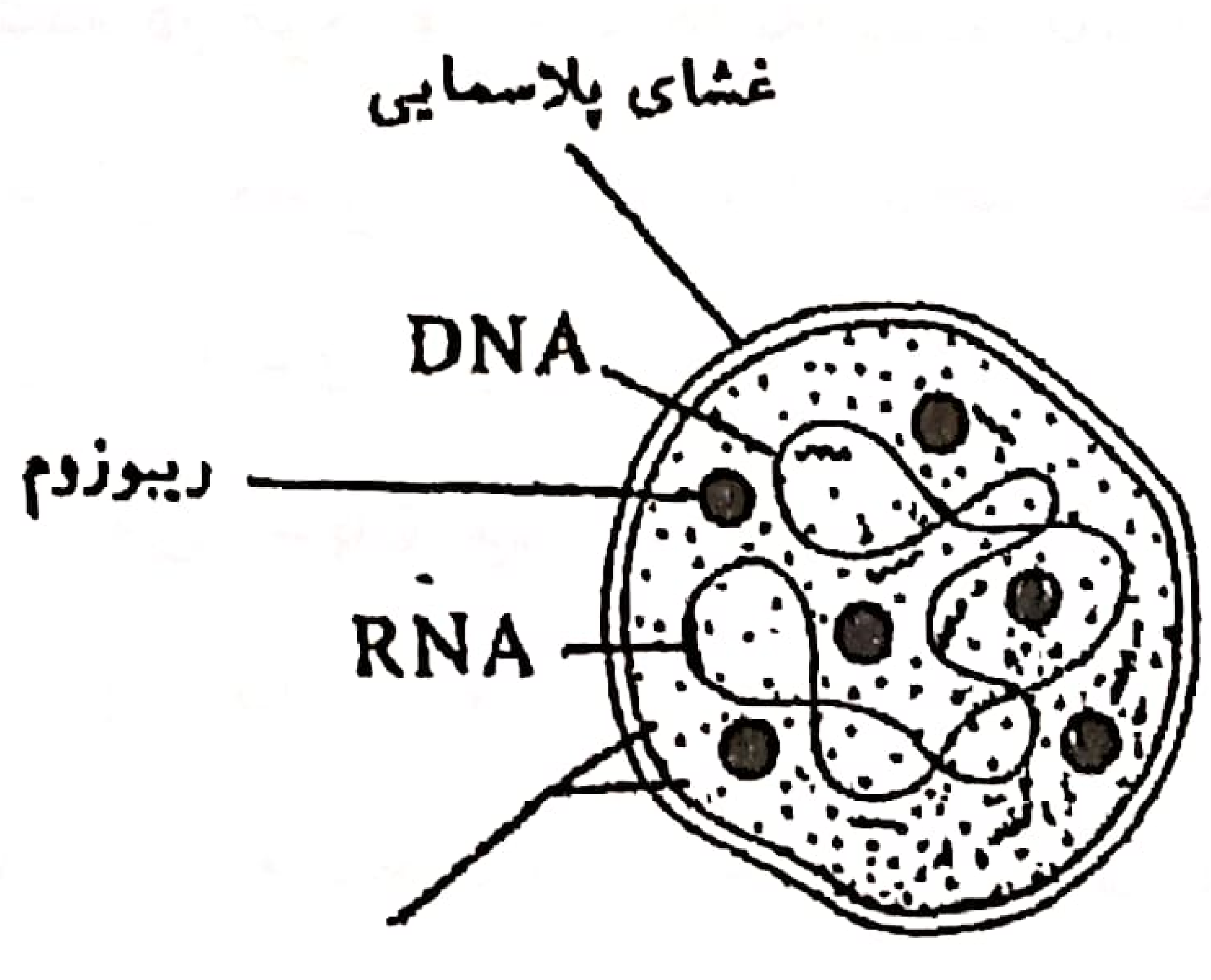
۱. دارای غشای پلاسمایی باشد.

۲. مواد ژنتیکی لازم برای کُد کردن (به رمز درآوردن) انواع مختلف اسیدهای ریبونوکلئیک را که در سنتز پروتئین دخالت دارند داشته باشد.

۳. دارای محلی برای سنتز پروتئین باشد.

از میان یاخته‌های با پیش‌هسته که کوچک‌ترین اندازه را دارند، باکتری کوچکی به‌نام میکوپلاسما برای مطالعه بسیار مناسب است (شکل ۱-۵). این باکتری که در گذشته PPLO[1] نامیده می‌شد، سبب بیماری در انسان و بعضی جانوران می‌گردد و امروزه در آزمایشگاه مانند هر باکتری دیگر کشت داده می‌شود.

اندازه‌ی میکوپلاسما بین ۰/۲۵ تا ۰/۱ میکرومتر است. بنابراین اندازه‌ی آنها با بعضی ویروس‌های بزرگ مطابقت می‌کند. این میکروب‌ها از این جهت مورد توجه قرار گرفته‌اند که هر کدام هزار مرتبه کوچک‌تر از اندازه‌ی متوسط باکتری‌ها و یک میلیون مرتبه کوچک‌تر از یاخته‌های با هسته‌ی حقیقی هستند.



شکل ۱-۵. ساختار یک میکوپلاسما (PPLO)

1. Pleuro Pneumonia – Like Organisms

خودآزمایی ۱-۲

۱. بر مبنای ساختار درونی یاخته، چند نوع یاخته در جهان جانداران وجود دارند؟ آنها را نام ببرید و مثال بزنید.

۲. آیا یاخته‌های واجد پیش‌هسته، اجداد یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی محسوب می‌شوند یا بالعکس؟ سنگواره‌ی هر یک از آنها متعلق به چه زمانی است؟

۳. شباهت‌های قابل ملاحظه‌ای را که از نظر ساختار مولکولی و نقش بین یاخته‌های واجد پیش‌هسته و یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی وجود دارد کدام‌اند؟

۴. ساختار باکتری اشریشیاکولی را با رسم شکل به‌طور کامل تعریف کنید.

۵. باکتری اشریشیاکولی در چه محیطی کشت داده می‌شود و در چه مدت تقسیم می‌گردد؟

۶. پلاسمید را تعریف کنید.

ویروس‌ها

ویروس‌ها یاخته‌های حقیقی نیستند. علت ذکر شرح ویروس‌ها در این گفتار، ارتباط نزدیک آنها با یاخته‌ها و نقش آنها در جهت درک وقایع مهم یاخته‌ای است. در گفتارهای آینده که طی آن راجع به ساختار و نقش اسیدهای نوکلئیک و پروتئین‌سازی گفتگو می‌شود، کاملاً روشن خواهد شد که بیشتر اطلاعات ما درباره‌ی این مطالب براساس مطالعات انجام شده در مورد ویروس‌ها به‌دست آمده است.

ویروس‌ها اگرچه دارای بعضی از ویژگی‌های یاخته‌ای نظیر تولیدمثل هستند، ولی اساساً به یاخته‌ی میزبان وابسته‌اند و از این جهت انگل‌های اجباری نامیده می‌شوند. ویروس‌ها در خارج از یاخته‌ی میزبان غیرفعال‌اند و حتی ممکن است متبلور شوند ولی با ورود به یاخته فعال شده و تولیدمثل می‌کنند.

در میان ویروس‌هایی که به یاخته‌های جانوری حمله می‌کنند، مشهورترین ویروس‌ها آنهایی هستند که سبب بیماری در انسان می‌شوند. بیماری‌هایی چون آبله[1]، آبله‌مرغان[2]، هاری[3]، فلج کودکان[4]، اوریون[1] (آماس غده‌ی بناگوشی)، سرخک[2]، گریپ یا

---

1. smallpox
2. Chicken pox
3. rabies
4. Poliomyelitis

زکام[3]، ورم کبد[4] و سرماخوردگی معمولی، همگی به‌وسیله‌ی ویروس‌ها تولید می‌شوند. حتی بعضی از کم‌خونی‌ها و سرطان‌ها منشأ ویروسی دارند.

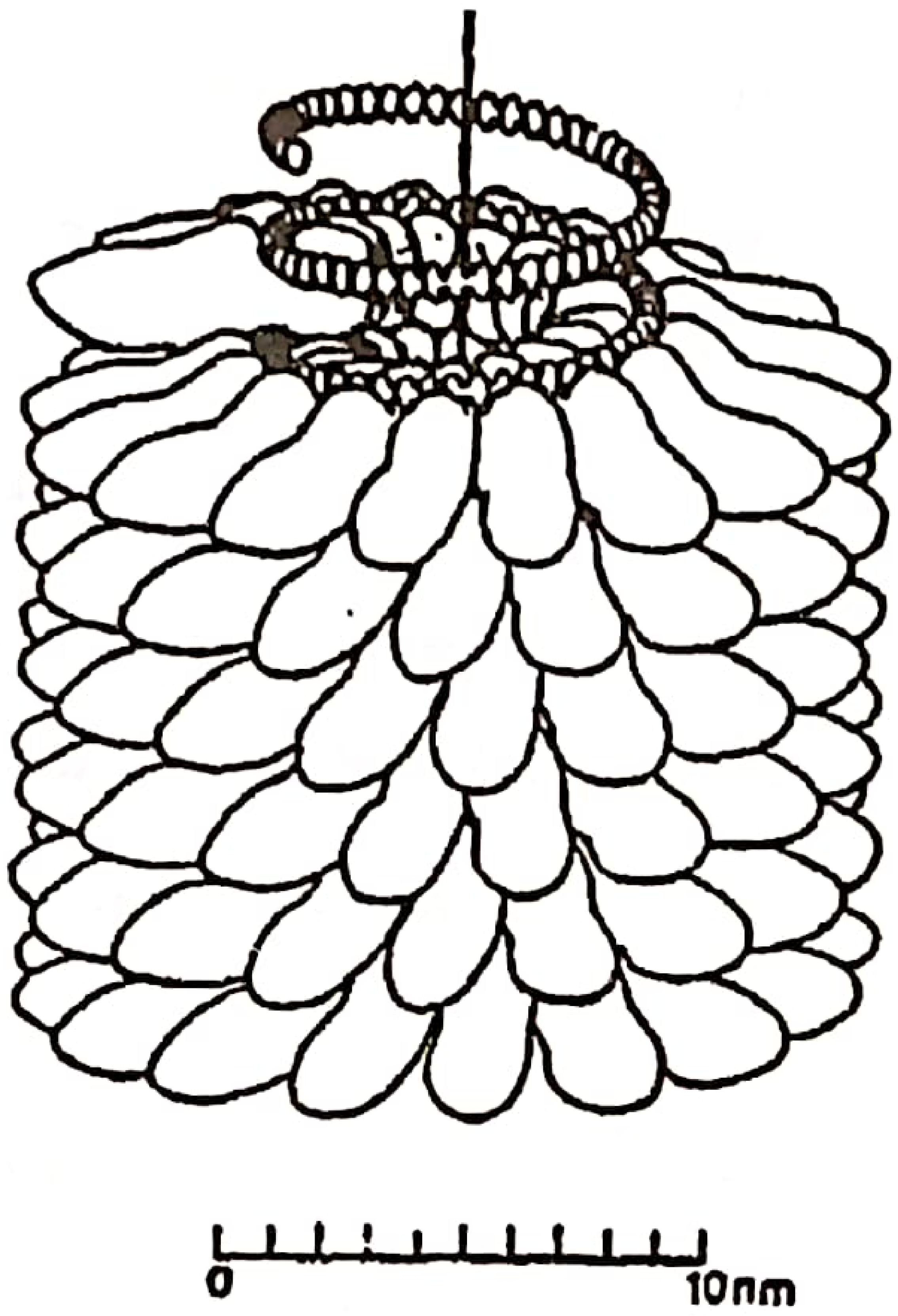
ساختار و ترکیب ویروس‌ها

گرچه ویروس‌ها یا ویریون[5] ها بسیار کوچک‌اند، اما اندازه و تشکیلات آنها متفاوت است، اندازه‌ی ویروس‌ها معمولاً از ۲۰ تا ۸۰۰ نانومتر متغیر است. بنابراین بزرگ‌ترین ویروس‌ها از کوچک‌ترین یاخته‌ها بزرگ‌ترند. با این حال، حتی کوچک‌ترین یاخته‌ها (مانند میکوپلاسما) به‌وسیله‌ی ویروس‌ها عفونی می‌شوند.

بیشتر ویروس‌ها میله‌ای شکل یا تقریباً کروی شکل هستند و از اسید نوکلئیک مرکزی و پوشش پروتئینی (کپسید[6]) تشکیل شده‌اند. آرایش پروتئین‌های کپسید به‌گونه‌ای است که کپسید را به شکل مارپیچی (هنگامی که ویروس میله‌ای شکل است) یا هندسی (هنگامی که ویروس گوی مانند است) درمی‌آورند. در حالت دوم، ویروس بیشتر به شکل چند ضلعی ظاهر می‌شود. ویروس‌هایی که بیماری‌هایی مانند آبله‌مرغان و سرماخوردگی را ایجاد می‌کنند نمونه‌هایی از ویروس‌های واجد کپسیدهای چندضلعی هستند. کپسیدهای مارپیچی بیشتر در ویروس‌هایی دیده می‌شوند که به یاخته‌های گیاهی و باکتری‌ها حمله می‌کنند. ویروس موزائیک تنباکو[7] که به برگ‌های گیاه تنباکو حمله می‌کند، بین ویروس‌ها بیش از همه مورد مطالعه قرار گرفته است. این ویروس کپسید مارپیچی دارد (شکل ۱-۶).

در بسیاری از ویروس‌های جانوری و بعضی ویروس‌های گیاهی، غشای لیپوپروتئینی در اطراف کپسید (مانند ویروس گریپ، تبخال، و آبله) وجود دارد. ویروس‌هایی که به باکتری‌ها حمله می‌کنند (باکتریوفاژها[8]) از بزرگ‌ترین و پیچیده‌ترین ویروس‌ها هستند. باکتریوفاژهای T ۲، T ۴ و T ۶، بیش از همه مورد مطالعه قرار

1. mumps
2. measles
3. influenza
4. hepatitis
5. virion
6. capsid
7. tobacco mosaic virius
8. bacteriophages



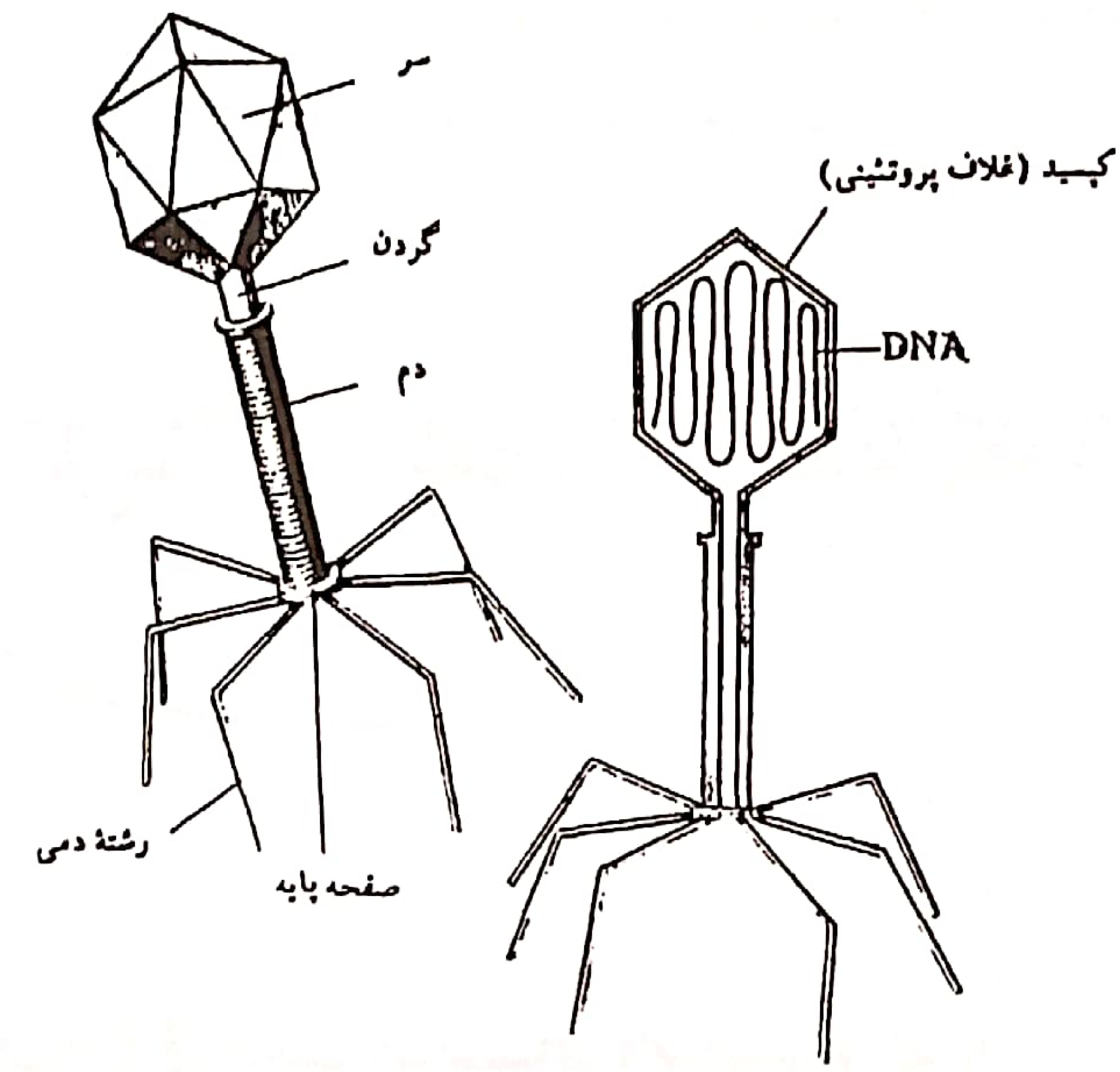
شکل ۱-۶. طرح تشکیلات مولکولی ویروس موزائیک تنباکو. در مرکز یک مولکول RNA مارپیچی دیده می‌شود که با واحدهای پروتئینی پوشیده شده است. برای هر سه باز موجود در زنجیره‌ی RNA، یک پروتئین مونرمر وجود دارد.

گرفته‌اند. در این باکتریوفاژها، ساختار دم مانندی از کپسید خارج می‌شود (شکل ۱-۷). این ساختار به‌وسیله‌ی غلاف پروتئینی که آرایش مارپیچی دارد احاطه شده است. سر ویروس چندضلعی است. انتهای دم اغلب به‌صورت ساختارهای تخصص‌یافته ظاهر می‌شود که به سطح یاخته‌ی میزبان می‌چسبد.

ویروس‌ها از نظر شکل و ترکیبات شیمیایی با هم تفاوت دارند. یکی از کوچک‌ترین ویروس‌ها باکتریوفاژ «Φ X174»[1] است که DNAی آن از ۵۰۰۰ نوکلئوتید به‌وجود آمده است. در ویروس‌های بزرگ، مانند باکتریوفاژ T۲، قسمت DNA ممکن است محتوی بیش از ۲۰۰۰۰۰ نوکلئوتید باشد. در ویروس‌های ساده، مانند ویروس برگ تنباکو، فقط یک نوع پروتئین وجود دارد، در صورتی که باکتریوفاژ T۲ حداقل دارای ۵۰ نوع پروتئین متفاوت است.

---

۱. فی خی ۱۷۴.



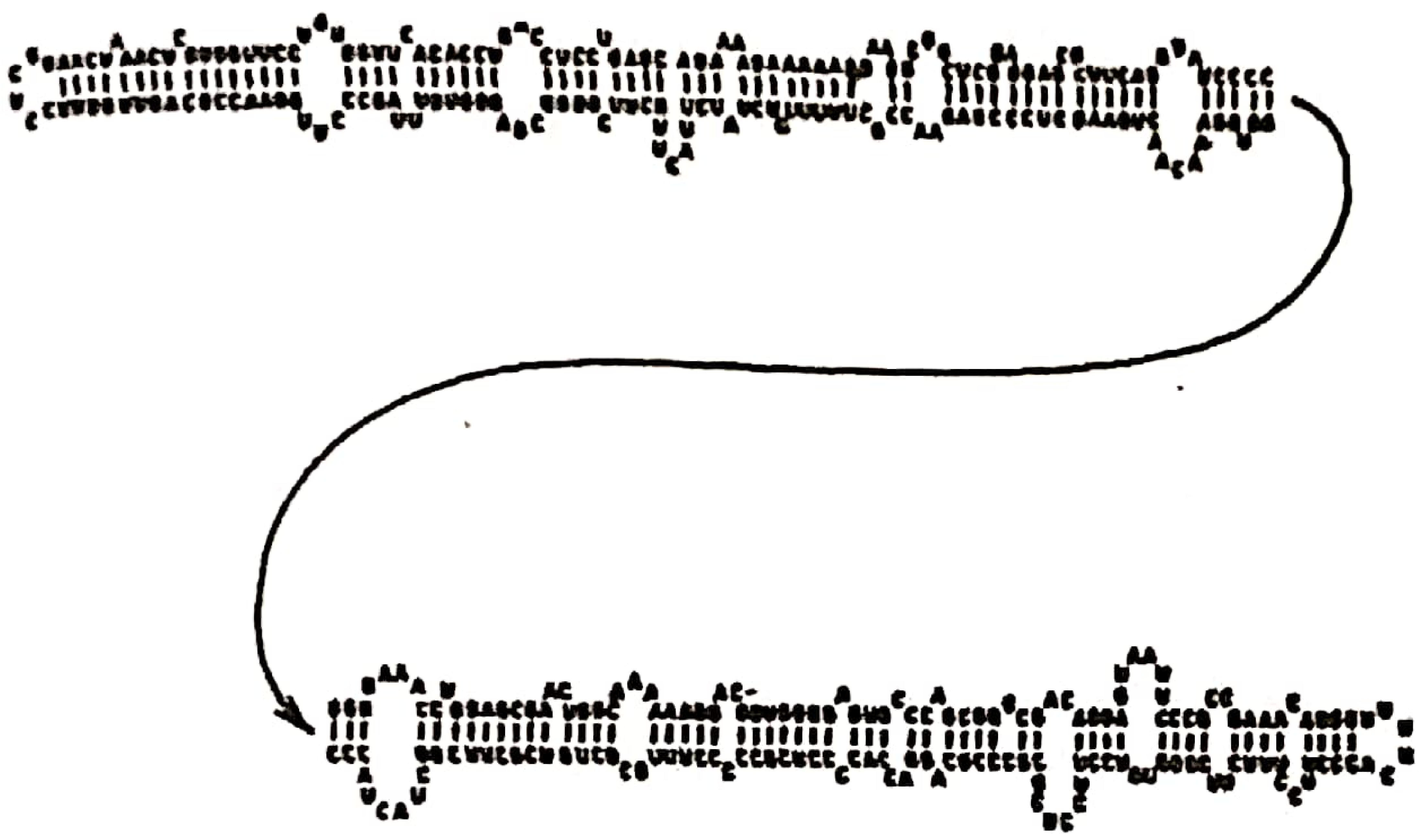
شکل ۱-۷. طرح باکتریوفاژ T۴.

تمام ویروس‌های گیاهی محتوی RNA هستند و به یکی از دو شکل میله‌ای (مانند ویروس برگ تنباکو) یا بیست ضلعی (مانند ویروس گوجه‌فرنگی) مشاهده می‌شوند. ویروس‌های جانوری ممکن است محتوی DNA و یا RNA باشند. ویروس‌های باکتری‌ها برای مطالعات ژنتیکی و زیست شیمیایی مناسب‌ترند، زیرا هم سریع‌تر تکثیر می‌یابند و هم به‌سهولت قابل جدا کردن هستند. ویروس‌های باکتری ا.کولی، مانند باکتریوفاژ T۲، T۴، T۶، «Φ X174» و لاندا «λ» بیش از ویروس‌های دیگر مورد مطالعه قرار گرفته‌اند.

ویروس‌ها اگرچه ساختار ساده‌ای دارند، اما ساختار «شبه ویروس‌ها»[1]، از آنها ساده‌تر است. ویروس مانندها عوامل عفونی هستند که به یاخته‌های گیاهی حمله می‌کنند و فقط از مولکول RNA، بدون پوشش پروتئین تشکیل شده‌اند. شکل ۱-۸ نشان می‌دهد که ویریودی که به سیب‌زمینی حمله می‌کند از یک مولکول RNAی حلقوی تشکیل شده است و ۳۵۹ نوکلئوتید دارد. این مولکول عریان که قادر به تکثیر در یاخته‌های گیاهی است می‌تواند در محیط منتشر شده و سبب عفونت گیاهان دیگر

1. Virioids

شود. احتمالاً ساختار این ویروئید (بازهای زوج به هم فشرده) سبب حفاظت مولکول RNA از آنزیم‌های ریبونوکلئاز می‌گردد. این آنزیم‌های بسیار فعال و همیشه حاضر در صحنه معمولاً RNAی یک رشته‌ای را ترجیح می‌دهند.



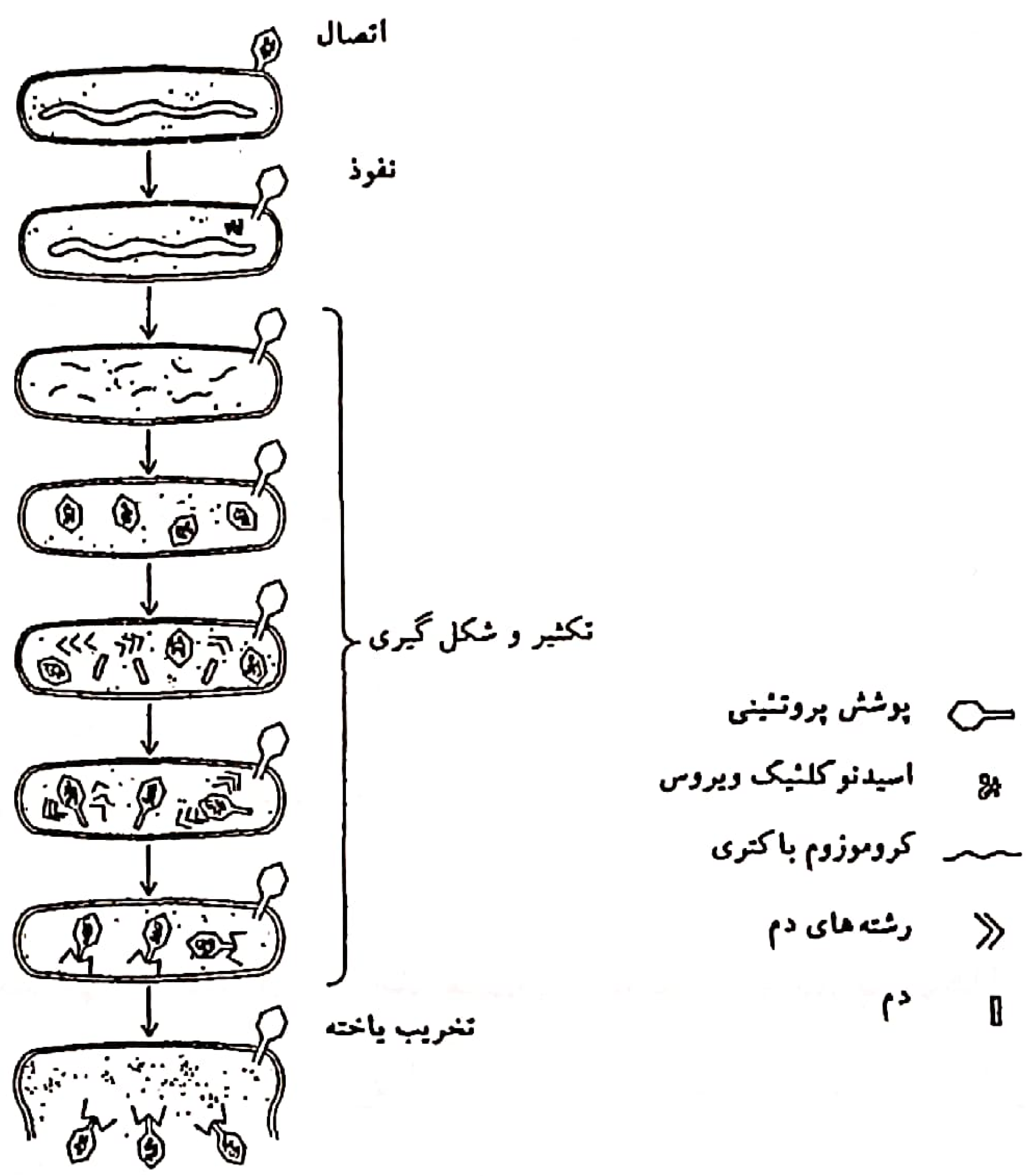
شکل ۱-۸ ترتیب نوکلئوتیدها و ساختار ثانوی ویروئید دوکی شکل غده‌ی سیب‌زمینی، RNA در این ویروس حلقوی است. این ویروس از ۳۵۹ نوکلئوتید تشکیل شده و کدن‌های Aug (علامت شروع سنتز پروتئین) را ندارد. ویروئیدها ساده‌ترین عوامل عفونی شناخته شده‌اند و غشای پروتئینی ندارند.

چرخه‌ی تکثیر ویروس

ویروس‌ها به‌تنهایی هیچ‌گونه فعالیت زیستی ندارند و هم ارز کروموزوم‌ها به‌شمار می‌آیند ولی هنگامی که انگل یاخته‌ی میزبان می‌شوند، بعضی اعمال زیستی را انجام می‌دهند. بنابراین ویروس‌ها انگل‌هایی اجباری هستند که فقط درون‌یاخته‌ی میزبان، اعم از گیاه، جانور، و باکتری می‌توانند فعالیت زیستی داشته باشند. ویروس‌ها مستقلاً توانایی سنتز پروتئین را ندارند. ولی با وارد شدن به یاخته‌ی میزبان و استفاده از ریبوزوم‌ها و انرژی و سایر امکانات یاخته، قادر به تکثیرند.

باکتریوفاژها می‌توانند خود را به سطح یاخته‌ی میزبان چسبانده و با تزریق اسیدنوکلئیک خود به درون سیتوپلاسم میزبان، سبب عفونت آن شوند (شکل ۱-۹). اسیدنوکلئیک ویروسی سیستم بیوسنتز یاخته‌ی میزبان را در انحصار خود درمی‌آورد و بدین وسیله سنتز اجزاء لازم برای تشکیل ویروس‌های جدید را آغاز می‌کند. DNAی

موجود در بعضی ویروس‌ها، پس از وارد شدن به یاخته‌ی میزبان ابتدا به‌عنوان الگو برای ساختن mRNAی ویروسی عمل می‌کند و سپس mRNAی ساخته شده هم به‌نوبه‌ی خود از سیستم ریبوزوم‌های میزبان استفاده کرده پروتئین‌های ویروسی و آنزیم‌های لازم را برای ساختن DNAی ویروسی تهیه می‌کند. باید دانست که mRNAی‌ویروسی برای اتصال به ریبوزوم‌های میزبان با MRNAی یاخته‌ی میزبان رقابت کرده و بر آن پیشی می‌گیرد.



شکل ۱-۹. چرخه‌ی تکثیر باکتریوفاژ

به این ترتیب ملاحظه می‌شود که از DNAی ویروسی، RNAی ویروسی، mRNAی‌ویروسی ساخته می‌شود، و از mRNAی ویروسی نیز پروتئین‌ها و آنزیم‌های لازم برای بیوسنتز DNA و RNAی ویروسی تهیه می‌شوند و به این طریق بیوسنتز ویروس‌های دیگر با استفاده از سیستم بیوسنتز میزبان امکان‌پذیر می‌گردد.

در خاتمه این بحث ویروس‌ها را با یاخته‌های حقیقی مقایسه می‌کنیم. چنانکه به

یاد دارید یاخته‌ی زنده را با ویژگی‌های زیر تعریف کردیم.

۱. دارا بودن برنامه‌ی ژنتیکی به منظور همانندسازی (تولید یاخته‌های جدید).

۲. دارا بودن غشای یاخته‌ای جهت تبادلات مواد و انرژی.

۳. دارا بودن دستگاه سوخت و سازی برای استفاده از انرژی تولید شده یا کسب شده توسط یاخته.

۴. دارا بودن دستگاه سنتز پروتئین.

ویروس‌ها فقط نخستین ویژگی را دارا هستند و به همین دلیل آنها را مستقلاً موجودات زنده نمی‌نامیم.

خودآزمایی ۱-۳

۱. ساختار یک ویروس را بیان کنید.

۲. ماده‌ی ژنتیکی ویروس چیست؟

۳. میزبان ویروس چیست؟

۴. ویروئید چه نوع ویروسی است؟

۵. تکثیر ویروس‌ها چگونه انجام می‌گیرد؟

ویژگی‌های عمومی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی (یوکاریوت‌ها)

یاخته واحد زنده‌ای است که از توده‌ای به اسم پروتوپلاسم تشکیل‌یافته است. این توده‌ی پروتوپلاسمی حاوی قسمتی به‌نام هسته بوده و خود به‌وسیله‌ی غشای پلاسمایی احاطه شده است. یاخته‌های یک موجود چند یاخته‌ای به‌طور قابل ملاحظه‌ای از نظر شکل و ساختار تغییر می‌کنند، زیرا هر دسته از یاخته‌ها در ایجاد بافت به‌خصوصی شرکت دارند و بالطبع برحسب وظیفه‌ی ویژه‌ای که بر عهده خواهند گرفت مشخصات معینی را دارا خواهند بود. ولی باید یادآور شد که ویژگی‌های عمومی و مشترکی وجود دارد که در تمام یاخته‌ها یکسان‌اند. در اینجا، ابتدا این ویژگی‌ها را شرح می‌دهیم و سپس مروری بر ساختار و نقش یاخته به‌طور خلاصه خواهیم داشت و در گفتارهای بعدی آنها را مفصلاً شرح خواهیم داد.

شکل یاخته

یاخته‌ها اشکال متغیری دارند به‌طوری‌که مجموعه‌ای از آنها که تشکیل‌دهنده‌ی یک نوع بافت هستند به اشکال مکعبی، استطاله‌ای، دوکی، ستاره‌ای و غیرو دیده می‌شوند.

شکل بعضی یاخته‌ها، مانند آمیب و لوکوسیت اغلب تغییر می‌کند. یاخته‌های دیگر همیشه شکل معین یا کم و بیش ثابتی دارند که ویژه‌ی هر نوع یاخته است، مانند اسپرماتوزوئیدها، اریتروسیت‌ها، یاخته‌های پوششی، یاخته‌های عصبی، یاخته‌های گیاهی و غیره.

شکل یاخته بیشتر به سازش‌های نقشی و به میزان کمتر به کشش سطحی، غلظت پروتوپلاسم، فشار یاخته‌های اطراف و سختی غشای پلاسمایی بستگی دارد. در گفتاری جداگانه بیان خواهیم کرد که چگونه ریزلوله‌ها در شکل یاخته تأثیر مهم دارند.

هنگامی که یاخته‌ها در محیط مایع جدا از هم قرار داشته باشند، بر اساس قانون کشش سطحی، کروی شکل‌اند؛ یعنی چون از قانون فیزیکی «حداقل سطح» پیروی می‌کنند، لذا به شکل کره درمی‌آیند. به‌عنوان مثال، لوکوسیت‌ها در جریان خون کروی شکل‌اند، اما در داخل رگ‌های بزرگ پاهای کاذب پیدا کرده و شکلی نامنظم به خود می‌گیرند.

یاخته‌های منفرد در توده‌ای عظیم به‌صورت چند ضلعی (۴، ۶ و ۱۲ ضلعی) دیده می‌شوند. یاخته‌های ۱۴ ضلعی بیشتر به شرایط حداقل سطح نزدیک‌اند. مطالعه‌ی حباب‌های کف صابون به‌وسیله‌ی پلاتو[1] و کلوین[2] نشان می‌دهد که شرایط حداقل سطح وجود دارد و نیمی از حباب‌ها ۱۴ ضلعی هستند.

با توجه به شکل سه‌بعدی یاخته، هنگام بررسی آن در زیر میکروسکوپ باید برش‌هایی از حالات مختلف آن گرفته و مطالعه شود. بهترین روش برای شناخت شکل حقیقی یاخته، برش گرفتن به طریق سریال (پشت سرهم) است، بدین‌سان شکل یاخته در حالت‌های مختلف رسم و شکل حقیقی آن مشخص می‌شود.

اندازه‌ی یاخته

اندازه‌ی یاخته‌های مختلف در دامنه‌ی وسیعی تغییر می‌کند. بعضی از یاخته‌های گیاهی

---

1. Plateau
2. Lord Kelvin

و جانوری با چشم غیرمسلح دیده می‌شوند. به‌عنوان مثال تخم شترمرغ که قطرش ۱۵ سانتی‌متر است فقط از یک یاخته تشکیل شده است. بیشتر یاخته‌ها فقط با میکروسکوپ قابل مشاهده‌اند، زیرا قطر آنها فقط چند میکرومتر است (شکل ۱-۳). قطر کوچک‌ترین یاخته‌های جانوری ۴ میکرومتر است.

کوچک‌ترین یاخته‌ی بدن انسان گویچه‌های سفید یا لوکوسیت‌ها هستند که قطرشان بین ۵ تا ۶ میکرون است. بزرگ‌ترین یاخته‌های بدن انسان یاخته‌های عصبی هستند که درازای بعضی از آنها از یک متر بیشتر است.

حجم یاخته‌ها در بافت‌های بدن انسان، به استثنای بعضی یاخته‌های عصبی، بین ۲۰۰ تا ۱۵۰۰۰ میکرومتر مکعب متغیر است. به‌طور کلی حجم یاخته‌ای برای نوع به‌خصوصی از یاخته‌ها نسبتاً ثابت و مستقل از اندازه‌ی موجود زنده است. به‌عنوان مثال، یاخته‌های کبدی یا کلیه‌ای در گاو، اسب، و موش تقریباً یک اندازه‌اند و تفاوت در اندازه‌ی کلّی اندام مربوط به تعداد یاخته‌هاست، نه حجم آنها.

حرکت یاخته‌ای

یاخته دارای چهار نوع حرکت است: ۱. جریان سیتوپلاسمی، ۲. حرکت آمیبی، ۳. حرکت به‌وسیله تاژک‌ها و مژک‌ها، ۴. حرکت تارچه‌های ماهیچه‌ای. این حرکات در گفتار پنجم توضیح داده می‌شوند.

مروری بر ساختار و نقش یاخته

یاخته‌های زنده را تنها به کمک میکروسکوپ نوری می‌توان مشاهده کرد، زیرا هنگام استفاده از میکروسکوپ الکترونی، بافت و یا یاخته را باید در خلأ قرار داد. بسیاری از یاخته‌های جانوری را می‌توان به‌طور مجزا در مایع ایزوتونیک از قبیل سرم خون، محلول رینگر[1] و یا کشت بافت مشاهده کرد. شکل ۱-۱۰ تصویر یک یاخته‌ی جانوری را نشان می‌دهد که ساختارهای آن به‌طور خلاصه مورد بحث قرار می‌گیرند و در گفتارهای آینده به‌طور مفصل توضیح داده می‌شوند.

1. Ringer

غشای سیتوپلاسمی یا پلاسمایی[1] ـ همه‌ی یاخته‌ها به‌وسیله‌ی غشای سیتوپلاسمی متشکل از یک لایه‌ی دو مولکولی لیپید احاطه شده‌اند. همه‌ی موادی که به یاخته وارد یا از آن خارج می‌شوند باید از این غشا عبور کنند، لذا این ساختار عبور مواد بین‌یاخته و محیط خارج را تنظیم می‌کند. پروتئین‌های مختلفی در میان ماتریس لیپید وجود دارند که نقش حامل را برای مولکول‌های ویژه‌ای ایفا می‌کنند. ترکیب لیپیدهایی که ماتریس غشا را تشکیل می‌دهند در انواع موجودات تفاوت می‌کند. به‌عنوان مثال، غشاهای جانوری حاوی چربی پیچیده‌ای به‌نام کلسترول‌اند که از ۴ حلقه کربن متصل به هم تشکیل شده است، درحالی‌که باکتری‌ها فاقد چربی‌های پیچیده‌اند. با این حال، طبیعت شیمیایی کلی غشاهای زیستی در همه‌ی موجودات زنده همانند است.

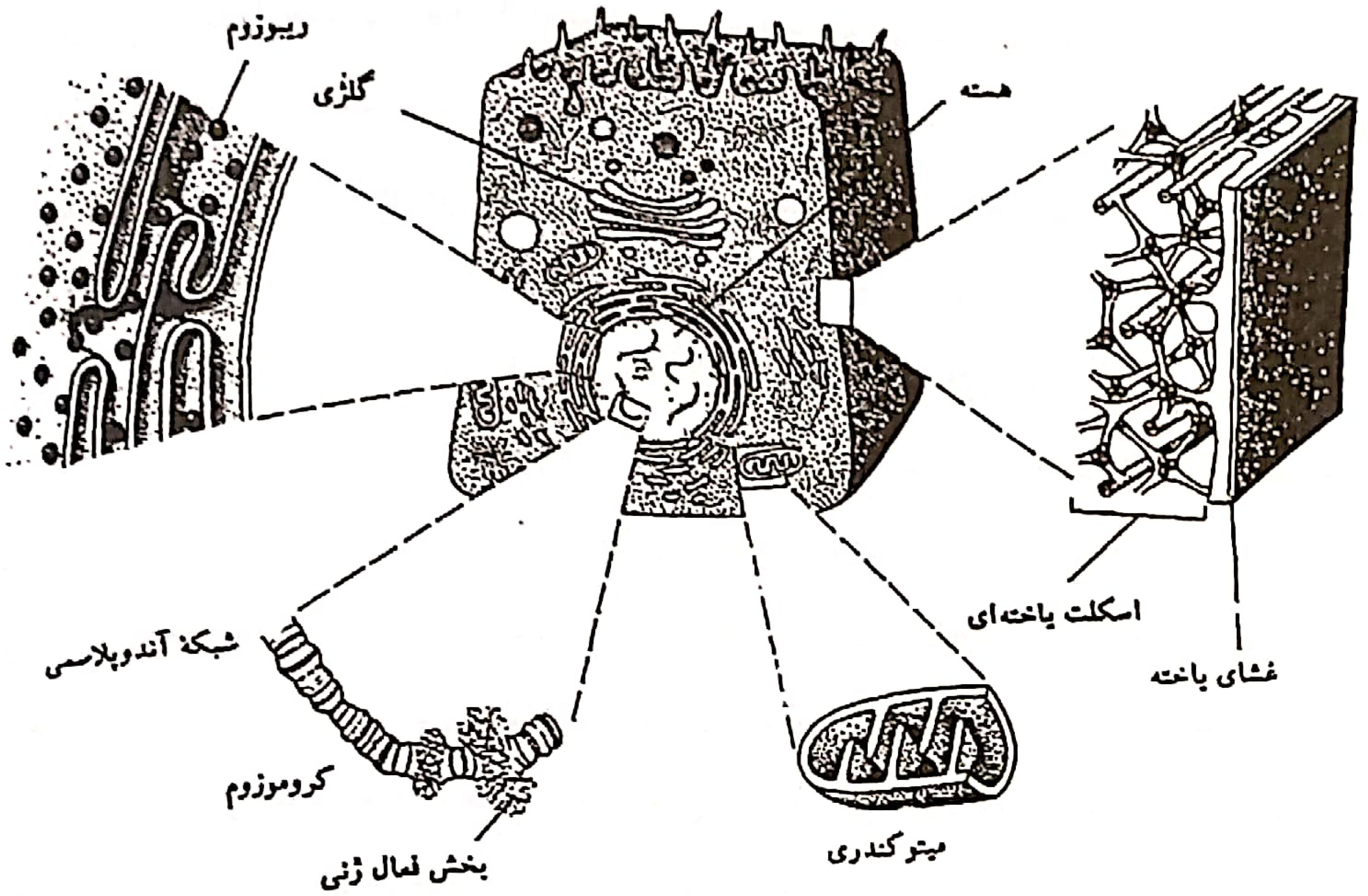
در بعضی از یاخته‌های بافتی، بخش‌هایی از غشای پلاسمایی به‌صورت زایده‌هایی مانند انگشت دست به‌نام میکروویلی[2] تغییر شکل می‌دهند. این زایده‌ها سبب افزایش سطح غشا شده و عبور مواد از غشای پلاسمایی را افزایش می‌دهند.

سیتوپلاسم ـ در هر یاخته مجموعه‌ی پیچیده‌ای از مواد وجود دارند که در مجموع سیتوپلاسم نامیده می‌شوند. سیتوپلاسم محتوی بسیاری از آنزیم‌ها، قندها، اسیدهای آمینه و مولکول‌های کوچک دیگری به‌نام متابولیت‌هاست که در سوخت و ساز یاخته شرکت می‌کنند. همه‌ی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی، ATP (ادنوزین تری فسفات[3]) را به‌عنوان انرژی جهت انجام واکنش‌های شیمیایی به‌کار می‌برند؛ و ATP خود از سوخت و ساز غذا یا در اثر فتوسنتز به‌وجود می‌آید. ساختارهای سازمان‌یافته‌ای که در سیتوپلاسم وجود دارند اندامک نامیده می‌شوند.

اسکلت یاخته‌ای[4] ـ شبکه‌های پیچیده‌ای از ریزلوله‌ها و ریزرشته‌ها مجموعاً اسکلت یاخته‌ای را تشکیل می‌دهند. این ساختارها به یاخته شکل می‌دهند و سبب حرکت آنها می‌شوند.

---

1. Cytoplasmic or Plasma membrane
2. microvilli
3. Adenosin Three Phosphate
4. cytoskeleton



شکل ۱-۱۰. طرح یک یاخته‌ی جانوری (یاخته‌ی واجد هسته‌ی مشخص).

شبکه‌ی آندوپلاسمی[1] و ریبوزوم‌ها[2] ـ شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌صورت شبکه‌ای از غشاهای مضاعف فوق‌العاده ظریفی است که غالباً به غشای سیتوپلاسمی و غشای هسته پیوسته است.

ریبوزوم‌ها به دو صورت آزاد و چسبیده به شبکه‌ی آندوپلاسمی مشاهده می‌شوند که در این حالت شبکه آندوپلاسمی را دانه‌دار گویند. ریبوزوم‌ها و شبکه‌ی آندوپلاسمی دانه‌دار «کارخانه‌های» عمده‌ی ساخت و انتقال پروتئین هستند. از سوی دیگر، مناطقی در شبکه‌ی آندوپلاسمی وجود دارند که فاقد ریبوزوم‌اند و آنها را شبکه‌ی آندوپلاسمی بدون دانه می‌نامند. این شبکه نقش‌های بسیار دارد که سنتز چربی‌ها و بعضی از انواع هورمون‌ها از آن جمله است.

میتوکندری[3] ـ یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی حاوی اندامک‌هایی به‌نام میتوکندری هستند که ظاهراً به باکتری‌هایی شباهت دارند که در یاخته زندگی می‌کنند.

---

1. Endoplasmic reticulum
2. ribosomes
3. mitochondrion

هر میتوکندری از دو غشا احاطه شده است. غشای بیرونی که صاف است، و غشای درونی که چین‌خوردگی‌هایی را به‌نام کریستا[1] (تیغه‌ها) به‌وجود می‌آورد. فضای درون میتوکندری را ماتریس[2] پر می‌کند. نقش میتوکندری تنفس یاخته‌ای و سنتز ATP است.

دستگاه گلژی[3] ـ دستگاهی است مرکب از کیسه‌های بزرگ مسطح و حباب‌های بزرگ روشن که در حاشیه‌ی این کیسه‌ها قرار دارند. مجموعه‌ی این کیسه‌ها را اصطلاحاً دیکتیوزوم[4] می‌نامند. نقش اصلی دستگاه گلژی بسته‌بندی پروتئین‌هاست.

لیزوزوم[5] ـ لیزوزوم‌ها حباب‌هایی هستند که از شبکه‌ی آندوپلاسمی و دستگاه گلژی به‌وجود می‌آیند و یک غشا دارند. این اندامک‌ها دارای آنزیم‌های گوناگون جهت گوارش مواد خارجی و داخلی یاخته هستند.

میکروباد[6] ـ این اندامک به‌وسیله‌ی غشای منفردی احاطه شده است. میکروبادی‌ها شامل پراُکسی‌زوم[7] (دارای آنزیم‌هایی در ارتباط با تولید و تجزیه‌ی پراکسیدها) و گلی‌اکسی‌زوم[8] (دارای آنزیم‌های تبدیل‌کننده‌ی چربی به قند) هستند.

هسته‌ی[9] ـ بزرگ‌ترین اندامک یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی است که غشای دو لایه‌ای دارد. در سطح غشا سوراخ‌هایی وجود دارند که امکان تبادل مواد بین هیالوپلاسم و شیره‌ی هسته را فراهم می‌سازند. در هسته، DNA و آنزیم‌های لازم برای همانندسازی DNA و نسخه‌برداری RNA وجود دارند. همه‌ی یاخته‌های یوکاریوت یک هسته دارند.

در یاخته‌ی گیاهی، علاوه بر ساختاری‌های فوق، دیواره‌ی یاخته‌ای (در اطراف غشای سیتوپلاسمی) و کلروپلاست وجود دارد.

خودآزمایی ۱-۴

۱. چه عواملی در شکل یاخته مؤثرند؟

---

1. crista
2. matrix
3. Golgi apparatus
4. dictyosome
5. lysosome
6. microbody
7. peroxisome
8. glyoxysome
9. nucleus

۲. وقتی یاخته‌ها در محیط مایع جدا از هم قرار دارند به چه شکلی دیده می‌شوند؟ چرا؟
۳. برای رسم شکل حقیقی یاخته، چه نکاتی را باید درنظر گرفت؟
۴. کوچک‌ترین و بزرگ‌ترین یاخته‌ی بدن انسان را نام ببرید.
۵. حرکت یاخته‌ای را تعریف کنید و انواع آن را توضیح دهید.
۶. شکل یک یاخته‌ی جانوری را رسم کنید و نام هر اندامک را در مقابل آن بنویسید.

روند شکل‌گیری یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی

حداقل، در ۲ میلیارد سال اولیه‌ی شکل‌گیری حیات در کره‌ی زمین، تک‌یاختگان واجد پیش‌هسته همه‌ی موجودات کره‌ی خاکی را تشکیل می‌دادند. نخستین تک‌یاختگان واجد هسته‌ی حقیقی در حدود ۱/۳ تا ۱/۵ میلیارد سال پیش ظاهر شدند. جزئیات چگونگی تکوین این یاخته‌ها ناشناخته مانده است. رویدادهای کلیدی در درون‌یاخته‌ها رخ داده است، و با مطالعه‌ی سنگواره‌ها اطلاعات جامعی به‌دست نمی‌آید، و تا به امروز مراحل حد واسط دیده نشده است. درست مانند حالتی که اتومبیل جانشین ارابه‌هایی شد که با اسب کشیده می‌شدند. یاخته‌ی واجد هسته‌ی حقیقی انفجار تکاملی را از نظر ساختار و نقش سبب شده است. با این حال، با اطمینان می‌توان گفت که تکامل این یاخته‌ها فرایندی ساده و احتمالاً سریع نبوده است. در دوره تکاملی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی چهار نوع تغییرات اساسی رخ داده است: ۱. تغییرات ریختی، ۲. ائتلاف منابع ژنتیکی، ۳. پیدایش نوترکیبی ژنتیکی، ۴. گسیختگی ژنی.

۱. تغییرات ریختی

یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی پیچیده‌تر از یاخته‌های واجد پیش‌هسته‌اند (شکل‌های ۱–۱۰ و ۱–۴). این یاخته‌ها، در مقایسه با اجدادشان که یاخته‌های واجد پیش‌هسته بودند، تکامل عظیم ریختی را از جمله در موارد زیر نشان می‌دهند:

۱. DNAی آنها محکم در کروموزوم بسته‌بندی شده است که این امر تکثیر یاخته را در موقع تقسیم آسان‌تر می‌کند.

۲. بخش درونی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی به حجره‌های غشادار تقسیم

می‌شود. این امر باعث می‌گردد که هر پدیده‌ی زیست شیمیایی، مستقل از روندهای دیگر که احتمالاً در همان زمان صورت می‌گیرند، رخ دهند. انجام متابولیسم پیچیده بدون این زیر تقسیمات امکان‌پذیر نیست.

۳. به نظر می‌رسد که دیواره‌ی یاخته‌ای در اجداد مشترک یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی وجود داشته است، اما جانوران و بسیاری از تک‌یاخته‌ای‌های واجد هسته‌ی حقیقی فاقد این دیواره‌اند.

۲. ائتلاف منابع ژنتیکی

مجموعه‌ی اطلاعات وراثتی که در یاخته وجود دارند ژنوم[1] نامیده می‌شود. ویژگی اصلی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی این است که ژنوم آنها تلفیقی از چندین دودمان یاخته‌های واجد پیش‌هسته است. به عبارت دیگر، تکامل ژنوم یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی تقریباً به‌طور یقین مستلزم کسب ماده‌ی جدید ژنتیکی از موجودات دیگر بوده است. به‌نظر می‌رسد که این کسب با روندی به‌نام «همزیستی[2]» همراه بوده است. همزیستی عبارت است از ارتباط نزدیک و وابستگی متقابل دونوع موجود که در مراحل بعد انتقال ژن را در پی دارد.

به عقیده‌ی بیشتر زیست‌شناسان، میتوکندری موجود در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی، از باکتری‌های هوازی همزیست منشأ گرفته‌اند. نظریه‌ی منشأ همزیستی میتوکندری مورد بحث است و هنوز برخی از زیست‌شناسان این نظریه را قبول ندارند.

این نظریه‌ی بیانگر این مطلب است که هنگام تشکیل یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی، باکتری‌هایی که بعداً به میتوکندری مبدل شدند به‌وسیله‌ی یاخته‌های اجدادی محصور گردیدند. این یاخته‌ها توانایی انجام واکنش‌های متابولیسمی لازم جهت زندگی در محیط پُرتراکم اکسیژن را نداشتند (واکنش‌های نیازمند به اکسیژن را در مجموع متابولیسم هوازی گویند)؛ بالعکس، باکتری‌های محصورشده در آنها قادر به انجام واکنش‌های هوازی بودند. با گذشت زمان، بیشتر ژن‌های باکتری هوازی به کروموزوم‌های موجود در هسته‌ی میزبان منتقل گردیدند (در این محل نسخه‌برداری و

---

1. genome
2. symbiosis

کنترل ژن‌ها آسان‌تر بود) و حجره‌های باقی‌مانده به میتوکندری مبدل شدند.

میتوکندری در تمام یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی وجود دارد و یکی از ویژگی‌های این گروه محسوب می‌شود.

وقایع همزیستی ظاهراً برای منشأ گرفتن کلروپلاست‌ها که از ویژگی‌های یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی فتوسنتزکننده‌اند نیز صورت گرفته است. به‌نظر می‌رسد که کلروپلاست‌ها نمونه‌ای از نسل‌های باکتری‌های فتوسنتزکننده‌ی همزیست هستند. این اندامک‌ها در یاخته‌های بیشتر گیاهان و جلبک‌ها یافت می‌شوند و توانایی انجام عمل فتوسنتز را دارند. به‌نظر می‌رسد که در منشأ و شکل‌گیری کلروپلاست گروه‌های مختلف جلبک‌ها و گیاهان، حداقل سه گروه از باکتری‌های فتوسنتزکننده‌ی بی‌هوازی دخالت داشته‌اند.

۳. پیدایش نوترکیبی ژنتیکی

ژنوم باکتری‌ها از یک مولکول منفرد حلقوی DNA تشکیل شده است. درحالی‌که ژنوم بیشتر یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی بین چندین تا تعداد زیادی کروموزوم تقسیم گردیده است که هنگام تقسیم یاخته، هر یک به‌طور مستقل به یک یاخته‌ی دختر می‌رود. با تقسیم DNA به چند قطعه، موجودات قادر به معاوضه‌ی بخش‌هایی از ژنوم‌هایشان هستند که این عمل هنگام روند نوترکیبی[1] ژنتیکی صورت می‌گیرد. پیدایش نوترکیبی ژنتیکی یک پیشرفت عظیم تکاملی بوده است، زیرا چنین حالتی به پیدایش سریع ترکیبات بسیار جدید ژن‌ها منجر شده و بنابراین نرخ تکامل را افزایش داده است. نوترکیبی در باکتری‌ها نیز رخ می‌دهد ولی بسیار محدودتر از فرایندی است که از ویژگی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی است.

در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی، نوترکیبی در اثر ترکیب یاخته‌ها در زمان‌های معین و تلفیق ژنوم آنها در فرایندی به‌نام نوترکیبی جنسی به وقوع می‌پیوندد. تفکیک متعاقب دو ژنوم در تشکیل یاخته‌های تولیدمثلی تخمک[2] و اسپرم[3]، در اثر تقسیم میوز

---

1. recombination
2. egg
3. sperm

رخ می‌دهد. در این فرایند، کروموزوم‌ها دوباره جور می‌شوند و مثل کارت بازی برمی‌خورند، و با ترکیبات متفاوت در هر گامت[1] تقسیم می‌گردند. به‌علاوه، قطعاتی از کروموزوم‌های منفرد با کروموزوم‌های همتای خود در فرایندی به‌نام کراسینگ‌اُور[2] تعویض می‌شوند. این دو جنبه‌ی نوترکیبی ژنتیکی، یعنی جورشدن و کراسینگ‌اُور، اساس پایداری و در نتیجه تنوع موجودات‌اند که تکامل یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی را توجیه می‌کنند.

۴. گیسختگی ژنی

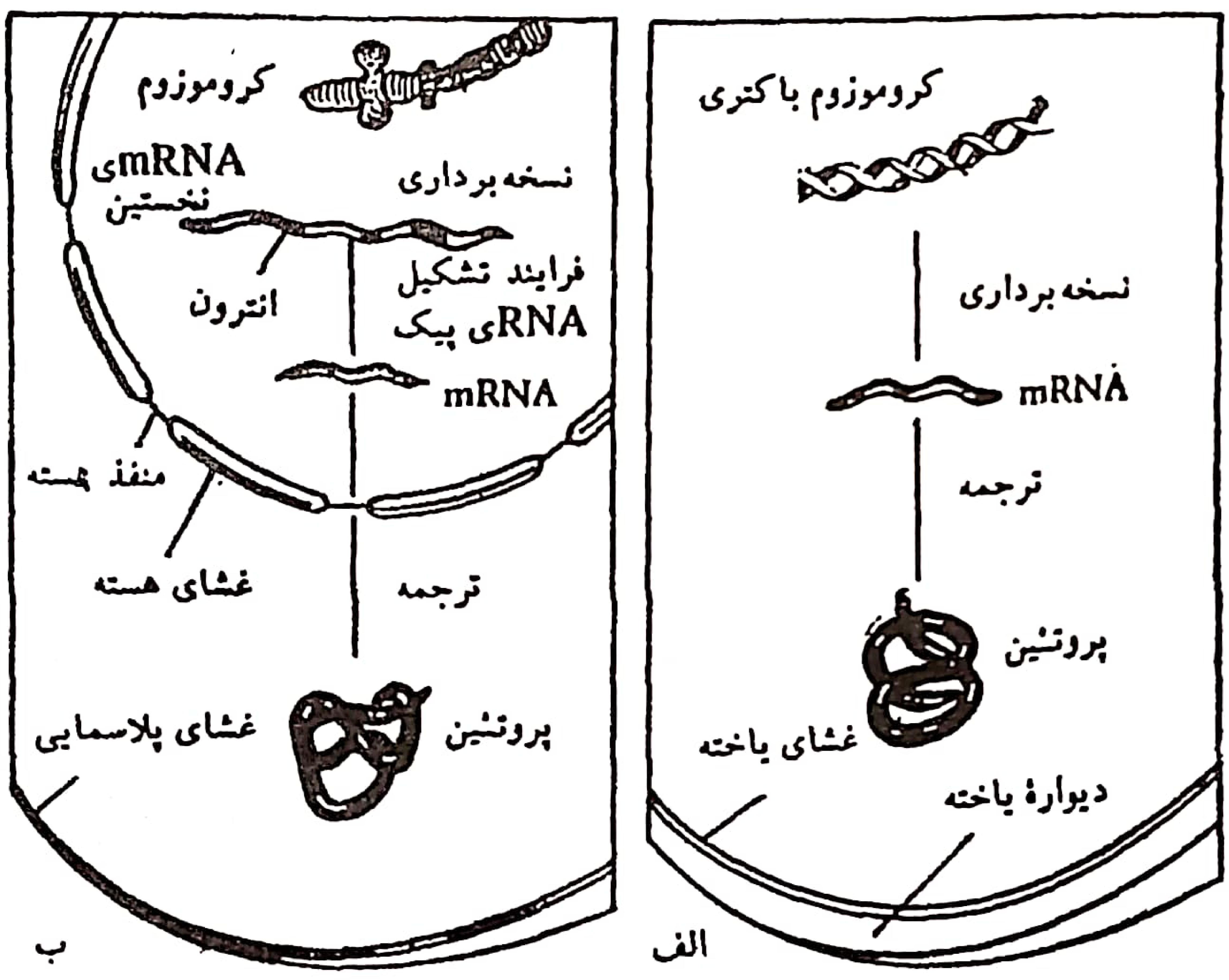
در باکتری‌ها، ژن‌هایی منحصر به‌فرد اطلاعات ویژه برای سنتز پروتئین‌های معینی را مستقیماً «به رمز در می‌آورند[3]»: یعنی هر بخش از DNA با یک پروتئین در ارتباط است. هنگامی که اطلاعات در ژن ویژه به رمز درآمد و به‌وسیله‌ی یاخته‌ی واجد پیش‌هسته به‌کار برده شد، RNA از روی DNA نسخه‌برداری می‌شود: به این ترتیب که دو رشته‌ی DNA از هم باز می‌شوند و هر نوکلئوئید[4] از یک رشته‌ی DNA با نوکلئوتید RNAی مکمل آن جفت می‌گردد؛ نتیجه‌ی امر پیدایش دو رشته‌یRNA– DNA خواهد بود، که متعاقب آن رشته‌ی RNA از رشته‌ی DNA جدا می‌شوند. این RNA را RNAی پیک[5] گویند. سپس RNA پیک در جای دیگر یاخته، ترتیب اسیدآمینه‌های پروتئین را مشخص می‌کند، بازهای رشته‌ی RNAی پیک از ابتدا تاانتها در جهت فرمان سنتز یک‌سری اسیدآمینه‌ها خوانده می‌شوند.

به‌طور کلّی، تشکیلات ژن‌ها در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی با آنچه که از ویژگی باکتری‌هاست تفاوت دارد. DNA، که تقریباً همه‌ی ژن‌های یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی را به رمز درمی‌آورد، مرکب است و به جای یک نوع اطلاعات، دو نوع اطلاعات دارد. علاوه بر نوکلئوتیدهایی که ترتیب اسیدآمینه‌ها را مشخص می‌کنند، ژن‌های این یاخته‌ها قطعاتی اضافی از DNA دارند که در این فرایند وارد نمی‌شوند. این

1. gamet
2. Crossing – over
3. encode
4. nucleotide
5. Messenger – RNA (mRNA)

قطعات ویژه‌ی DNA که رمز ندارند، به قطعات فاصله‌انداز یا انترون[1] معروف‌اند. انترون در RNAی نسخه‌برداری شده از روی DNA نیز وجود دارد اما قبل از اینکه در ساختن پروتئین به‌کار رود، به‌وسیله‌ی آنزیم‌های سیتوپلاسمی از RNAی پیک حذف می‌شوند (شکل ۱-۱۱). بنابراین ردیف اسیدآمینه‌های پروتئین، آن اطلاعات اضافی را که در ابتدا به ژن متصل بوده‌اند و به رمز درآمده‌اند، نشان نمی‌دهند. بیشتر ژن‌های یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی به‌گونه‌ای شگفت‌انگیز و به‌طور طبیعی در انترون‌ها قرار دارند تا اینکه خود را به رمز درآورند.

باکتری‌ها با اندکی استثنائات جزئی فاقد انترون هستند.



شکل ۱-۱۱. ژن‌ها در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی و یاخته‌های واجد پیش‌هسته به‌طور متفاوت به‌کار می‌روند: الف) پروتئین باکتری‌ها مستقیماً از روی ژن‌ها نسخه‌برداری می‌شود. ردیف نوکلئوتیدهای DNA با ردیف اسیدآمینه‌های پروتئین در ارتباط‌اند. ب) ژن‌های یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی معمولاً بسیار متفاوت‌اند و دارای قطعاتی از DNA به‌نام انترون هستند که با اسیدآمینه‌های پروتئین به رمز درآمده ارتباطی ندارند و نقش‌های دیگری را ایفا می‌کنند. انترون‌ها قبل از به‌کار رفتن RNAی پیک در سنتز پروتئین، از آن حذف می‌شوند.

---

1. intron

خودآزمایی ۱-۵

۱. تغییرات ریختی یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی را بیان کنید.
۲. طرز تشکیل میتوکندری و کلروپلاست را در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی ابتدایی بنویسید.
۳. نوترکیبی را تعریف کنید.
۴. انترون چیست و در کجا وجود دارد؟ آیا در سنتز پروتئین دخالت دارد؟ به چه دلیل؟
۵. منظور از ائتلاف منابع ژنتیکی چیست؟

خلاصه‌ی مطالب گفتار اوّل

یاخته واحد ساختاری و کنشی موجودات زنده است. ماده‌ی زنده فقط به‌صورت یاخته دارای همه‌ی ویژگی‌های زیستی از جمله تولیدمثل است. در ماده‌ی زنده، سازمان‌یافتگی در سطوح مختلف حیات وجود دارد. این سطوح به‌طور پیچیده‌ای با هم در ارتباط‌اند و از طریق انتقال انرژی حفظ می‌شوند. در یکی از تقسیم‌بندی‌های قراردادی، مرز بین این سطوح مختلف حیات به‌وسیله‌ی بزرگ‌نمایی‌های چشمی (۰/۱ میلی‌متر)، میکروسکوپ نوری (۰/۲ میکرومتر) و میکروسکوپ الکترونی (۰/۴ نانومتر) مشخص شده است. این اندازه‌ها سبب تمایز رشته‌هایی مانند تشریح، یاخته‌شناسی، ساختارهای ریز یاخته و زیست‌شناسی مولکولی می‌گردد. اندازه‌هایی بین ۰/۴ تا ۲۰۰ نانومتر را با میکروسکوپ الکترونی می‌توان مشاهده کرد. وزن اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی یاخته برحسب پیکوگرم و وزن مولکول‌ها برحسب دالتون بیان می‌گردد.

یک موجود زنده‌ی تک‌یاخته‌ای باید حداقل دارای ویژگی‌های زیر باشد: ۱. غشای پلاسمایی، ۲. ماده‌ی ژنتیکی، ۳. دستگاه سنتز پروتئین. موجودات زنده را براساس ساختار یاخته‌ای به دو گروه: یاخته‌های واجد پیش‌هسته و یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی تقسیم می‌کنند. یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی به‌وسیله‌ی اندامک‌های مشخصی به‌ویژه هسته، میتوکندری، دستگاه گلژی، لیزوزوم‌ها، پراوکسی‌زوم‌ها، شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف و ناصاف، و در یاخته‌های گیاهی، دیواره‌ی یاخته‌ای و کلروپلاست مشخص می‌شوند. بسیاری از یاخته‌های واجد پیش‌هسته همانند یاخته‌های واجد

هسته‌ی حقیقی دارای غشای پلاسمایی و ریبوزوم هستند، اما هسته‌ی حقیقی و اندامک‌های مشخص دیگر و جنبش سیتوپلاسمی که از ویژگی‌های یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی است، در این یاخته‌ها وجود ندارد.

یاخته‌های واجد پیش‌هسته فاقد غشای هسته‌ای بوده، محتوی یک کروموزوم‌اند که در باکتری به‌صورت یک مولکول DNAی حلقوی است و به‌طور آزاد در ناحیه‌ی هسته‌ای قرار دارد.

باکتری اِ.کولی (۰/۸ × ۰/۲ میکرومتر) به‌وسیله‌ی غشای پلاسمایی که محتوی آنزیم‌های تنفسی است احاطه شده است. این غشا به‌وسیله‌ی دیواره‌ی یاخته‌ای محکم‌تری محصور شده است. مولکول DNA هنگامی که باز شده باشد، یک میلی‌متر طول دارد؛ در ضمن این مولکول در یک نقطه به غشای پلاسمایی متصل است. مولکول DNA حاوی اطلاعات لازم جهت سنتز ۳۰۰۰ مولکول پروتئین است. سیتوپلاسم حاوی ۲۰۰۰۰ الی ۳۰۰۰۰ ریبوزوم است که بیشتر آنها به‌صورت پلی‌زوم هستند. کوچک‌ترین موجود زنده میکوپلاسماست. اندازه‌ی این میکروب ۰/۲ الی ۰/۱ میکرومتر است.

باکتری‌های ویژه‌ای که در مقابل آنتی‌بیوتیک‌ها مقاوم هستند، علاوه بر یک کروموزوم، محتوی قطعه‌ی کوتاه حلقوی اضافی DNA به‌نام پلاسمید هستند. پلاسمید مستقل از DNAی کروموزوم باکتری به تکثیر می‌پردازد. از پلاسمیدها برای وارد ساختن DNAی نوترکیب به درون باکتری استفاده می‌کنند. این تکنیک را مهندسی ژنتیک یا دستکاری ژنتیک گویند.

ویروس‌ها یاخته‌های حقیقی نیستند، ولی به علت ارتباط نزدیک آنها با یاخته‌ها و نقش آنها در جهت درک ما از ویژگی‌های یاخته، در این گفتار به‌طور خلاصه مورد بررسی قرار گرفتند. ویروس‌ها به‌تنهایی قادر به متابولیسم و تکثیر نیستند، مگر اینکه انگل میزبان شوند؛ در این صورت، با وارد کردن اسید نوکلئیک به یاخته‌ی میزبان و استفاده از ریبوزوم‌ها، انرژی و سایر امکانات یاخته قادر به تکثیرند.

حداقل در میلیارد سال اولیه شکل‌گیری حیات در کره‌ی زمین، تک‌یاختگان واجد پیش‌هسته، همه‌ی موجودات کره‌ی خاکی را تشکیل می‌دادند. نخستین تک‌یاختگان واجد هسته‌ی حقیقی در حدود ۱/۳ تا ۱/۵ میلیارد سال پیش ظاهر شدند. این یاخته‌ها

ساختار پیچیده‌ای دارند. بخش درونی آنها به طرز پیچیده‌ای به‌وسیله‌ی غشاها تقسیم شده‌اند. DNAی آنها در قطعاتی به‌نام کروموزوم جای دارد. بسیاری از این یاخته‌ها دارای دیواره‌ی یاخته‌ای هستند، اما در جانوران و بعضی از موجودات تک‌یاخته‌ای دیواره وجود ندارد.

یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی دارای ژنوم مرکب‌اند. گمان می‌رود که میتوکندری‌ها از باکتری‌های همزیست هوازی منشأ گرفته باشند. به نظر می‌رسد که کلروپلاست‌ها از باکتری‌های همزیست، هوازی و فتوسنتزکننده به‌طور مستقل و طی سه مرحله مشتق شده باشند. پیدایش این فرضیه به علت تنوع ساختاری و متابولیسمی کلروپلاست‌ها بوده است.

تکامل سریع یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی احتمالاً بیانگر فراوانی نوترکیبی ژنتیکی بیشتر آنها در مقایسه با باکتری‌هاست. نوترکیبی در اثر نوعی تقسیم به‌نام میوز در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی رخ می‌دهد.

قطعاتی از DNA، به‌نام انترون، در ژن‌های یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی وجود دارند. انترون‌ها اگرچه در ردیف نوکلئوتیدهایی هستند که اسیدآمینه‌های پروتئین را به رمز در می‌آورند ولی خود رمز اسیدآمینه‌ای را دربر ندارند.

به‌طور کلی، تکامل یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی با ۴ نوع تغییرات اساسی همراه بوده است: ۱. تغییرات ریختی یاخته، ۲. ائتلاف منابع ژنتیکی ۳. پیدایش نوترکیبی ژنتیکی، و ۴. گیسختگی ژنی.

شکل یک یاخته بیشتر به سازش‌های نقشی و کمتر به کشش سطحی، غلظت پروتوپلاسم، فشار یاخته‌های اطراف و سختی غشای پلاسمایی بستگی دارد.

یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی دارای ۴ نوع حرکت‌اند: ۱. حرکت یا جریان سیتوپلاسمی، ۲. حرکت آمیبی شکل، ۳. حرکت به‌وسیله‌ی مژک یا تاژک، و ۴. حرکات تارچه‌های ماهیچه‌ای.

در اینجا خلاصه کردن بعضی از نظرات مربوط به یاخته‌های واجد پیش‌هسته و یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی مهم به‌نظر می‌رسند: این دو نوع یاخته نه تنها از نظر اندازه بلکه از نظر پیچیدگی ساختاری نیز باهم تفاوت دارند. یاخته‌های واجد پیش‌هسته

غشای هسته‌ای ندارند، یک مولکول DNA دارند و از وسط تقسیم می‌شوند. در یاخته‌ی واجد هسته‌ی حقیقی، غشای هسته دولایه و منفذ داراست. DNA به چند کروموزوم تقسیم می‌شود و یک الی دو هستک در یاخته وجود دارد. اندامک‌ها در یاخته‌های واجد پیش‌هسته فاقد غشا هستند و آنزیم‌های تنفسی و فتوسنتزی در غشای پلاسمایی وجود دارند. سیتوپلاسم یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی حاوی دستگاه شبکه‌ای یا غشایی (دستگاه گلژی، شبکه‌ی آندوپلاسمی) است و اندامک‌های غشاداری مانند میتوکندری‌ها، لیزوزوم‌ها، کلروپلاست‌ها و غیره در آن قرار دارند. غشای پلاسمایی در یاخته‌های واجد پیش‌هسته ساده و در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی تمایزیافته است.

خودآزمایی کلّی گفتار اوّل

۱. اصول نظریه‌ی یاخته‌ای را شرح دهید.

۲. تفاوت‌های کلی یاخته‌های واجد پیش‌هسته با یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی را در جدولی نشان دهید.

۳. مهندسی ژنتیک را با ذکر مثال توضیح دهید.

۴. باکتری و ویروس را از نظر ساختار و تولیدمثل با هم مقایسه کنید.

۵. دستگاه تنفسی یاخته‌های واجد پیش‌هسته را با یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی مقایسه کنید.

۶. باکتریوفاژ چیست؟

۷. ویروئید و ویریون را با هم مقایسه کنید.

۸. چه نوع باکتری‌هایی در اثر همزیستی با یاخته‌های واجد پیش‌هسته به میتوکندری و کلروپلاست مبدل می‌شوند؟

۹. ژنوم و ژن را با هم مقایسه کنید.

۱۰. حداقل ساختاری را که برای یک موجود ریز میکروسکوپی درنظر گرفته می‌شود بیان کنید و براساس آن توضیح دهید که آیا یک باکتری، یک آمیب، یک ویروس و یک گویچه‌ی سفید، یاخته محسوب می‌شوند یا نه.

گفتار دوم

ویژگی‌های شیمیایی و فیزیکی یاخته

پیشگفتار

همه‌ی یاخته‌ها از آب، پروتئین، قند، چربی و اسیدهای نوکلئیک و به مقادیر جزئی از مواد آلی مانند ویتامین‌ها و مواد حد واسط حاصل از متابولیسم یاخته‌ای تشکیل شده‌اند. چربی‌ها،قندها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک را ماکرومولکول (مولکول‌های درشت) گویند که قالب‌های ساختاری یاخته‌ها را به‌وجود می‌آورند، همچنان‌که یاخته‌ها قالب‌های ساختاری بافت‌ها و موجودات زنده را تشکیل می‌دهند. این مولکول‌ها را که نقش ساختاری و عملکردی دارند، مولکول‌های حیات گویند. ماکرومولکول‌ها از واحدهای تکرارشونده‌ای به‌نام مونرمرها (تکپارها) تشکیل شده‌اند که به‌وسیله‌ی پیوندهای کووالانی به هم متصل می‌شوند. آب، نمک‌های یونی و ویتامین‌های خاصی ممکن است همراه با ماکرومولکول‌های یاخته و یا آزاد باشند. مقدار هر یک از ترکیبات در انواع یاخته‌ها و همچنین در انواع موجودات تغییر می‌کند. آب معمولی‌ترین مولکول، درحالی‌که قندها و پروتئین‌ها شایع‌ترین مواد آلی هستند.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از آشنایی با ساختار و نقش ترکیبات اصلی تشکیل‌دهنده‌ی ماده‌ی زنده.

برای رسیدن به هدف آموزشی کلی فوق باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیردست یابید، یعنی بتوانید:

۱. مواد اصلی تشکیل‌دهنده‌ی ماده‌ی زنده را نام ببرید.

۲. خواص فیزیکی و شیمیایی آب را که موجب حیاتی بودن آن می‌شوند شرح دهید.
۳. نقش و اهمیت نمک‌ها را در واکنش‌های یاخته‌ای توضیح دهید.
۴. مونومر (تکپار) و پلی‌مر (بسپار) را تعریف کنید و پلی‌مرهای زیستی مهم را نام ببرید.
۵. ساختار مولکولی و نقش زیستی پروتئین‌ها را شرح دهید.
۶. چگونگی پیوند اسیدهای آمینه در شکل‌گیری پپتیدها و نقش پیوندهای گوناگون در نگهداری ساختار پروتئین‌ها را توضیح دهید.
۷. ویژگی‌های ساختارهای اوّل، دوم، سوم و چهارم پروتئین‌ها را بیان کنید. آنها را با یکدیگر مقایسه نمایید.
۸. ویژگی‌های پروتئین‌های رشته‌ای و کروی (نمونه‌هایی از هر یک) و انواع پروتئین‌های ساده و مرکب را شرح دهید.
۹. ویژگی‌های ساختاری آنزیم‌ها و ایزوآنزیم‌ها و نقش آنها در واکنش‌های شیمیایی موجودات زنده را توضیح دهید.
۱۰. کربوهیدرات‌ها را طبقه‌بندی کرده، نقش و ساختار انواع هر طبقه را بیان کنید.
۱۱. نقش و ساختار لیپیدها را شرح دهید و آنها را طبقه‌بندی کنید.
۱۲. ساختار اجزاء تشکیل‌دهنده و ساختار کلی DNA و RNA را شرح دهید.
۱۳. شباهت‌ها و تفاوت‌های دو نوع اسید نوکلئیک DNA و RNA را بیان کنید.
۱۴. ساختار و اهمیت نوکلئوتیدها به‌ویژه نوکلئوتید ATP را توضیح دهید.
۱۵. مدل واتسون و کریک را به‌طور کامل شرح دهید.
۱۶. مکانیسم و اسرشتی و کسب ماهیت DNA و اهمیت آن را توضیح دهید.
۱۷. ویژگی‌های محلول‌ها، کلوئیدها و امولسیون‌ها را بیان کنید و نقش آنها را در یاخته توضیح دهید.

ویژگی‌های شیمیایی یاخته

برای درک تشکیلات دستگاه زیستی، ابتدا باید با مولکول‌های اساسی یاخته، به‌ویژه آنهایی که وزن مولکولی زیاد دارند مانند پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک،قندها و چربی‌ها آشنا شویم.

روشی که از گذشته جهت مطالعه‌ی ترکیبات شیمیایی یاخته به‌کار می‌رفت شامل

تجزیه‌ی زیست ـ شیمیایی بافت‌ها، مانند جگر، مغز، پوست یا مریستم گیاهان بود. این روش از نظر یاخته‌شناسی اعتبار محدودی دارد، چون ماده‌ی تجزیه شده معمولاً مخلوطی از یاخته‌های مختلف و مواد بدون یاخته‌ای است. در سال‌های اخیر، توسعه‌ی روش‌های «خردکردن یاخته[1]» و روش‌های مختلف ظریف دیگر نه تنها منجر به جداشدن اندامک‌های مختلف یاخته‌ای شده، بلکه جزئیات صحیح‌تر و مهم‌تری را درباره‌ی ساختار مولکولی یاخته آشکار ساخته است.

ترکیبات شیمیایی یاخته و دو دسته‌ی ترکیبات کانی (آب و یون‌های کانی) و آلی (پروتئین‌ها، قندها، چربی‌ها و اسیدهای نوکلئیک) تقسیم می‌شوند.

ترکیبات کانی

۱. آب

به‌جز در چند مورد معدود (استخوان و مینای دندان)، آب از مهم‌ترین ترکیبات یاخته‌ای به‌شمار می‌رود. آب حلاّل طبیعی یون‌های کانی و مواد دیگر است و همچنین به‌عنوان محیط انتشار دستگاه کلوئیدی پروتوپلاسم شناخته شده است. با روش‌های تجربی دریافته‌اند که آب به‌آسانی با پروتوپلاسم مخلوط می‌شود. آب برای ادامه‌ی زندگی یاخته‌ی نهایت ضرورت را دارد زیرا کلّیه‌ی واکنش‌های زیست شیمیایی یاخته (اعم از فیزیولوژیکی و آنزیمی ...) در محیط آبی صورت می‌گیرد. اغلب مواد غذایی در صورتی می‌توانند وارد یاخته شوند که به‌صورت محلول در آب باشند.

اگر آب یاخته از دست برود، زندگی یاخته متوقف می‌شود. برخی از باکتری‌ها و بسیاری از آغازیان هرگاه در محیط خشک قرار گیرند، به‌صورت هاگ[2] درمی‌آیند و فعالیت‌های زیستی آنها تا زمانی که دوباره در محیط مرطوب قرار نگیرند، متوقف می‌شود. آب دارای خواص فراوانی است که محیط یاخته را جهت انجام اعمال زیستی فوق‌العاده مساعد می‌کند. بالا بودن گرمای ویژه[3]، گرمای تبخیر[4] و نقطه جوش، از

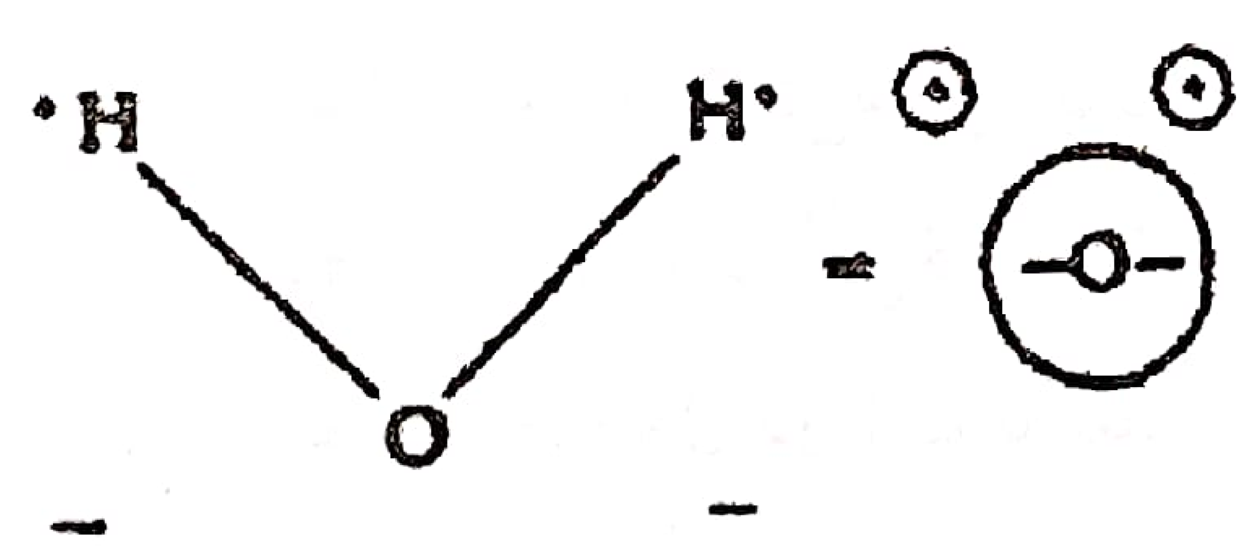
---

1. Cell fractionation
2. spore
۳. گرمای ویژه: مقدار گرمایی است که دمای یک جسم با دستگاه را در فشار و حجم ثابت یک درجه‌ی سانتی‌گراد بالا ببرد.
۴. گرمای تبخیر: مقدار گرمای لازم برای اینکه یک مولکول گرم از جسمی مایع مثل آب در فشار ثابت به‌بخار تبدیل شود.

ویژگی‌های آب محسوب می‌شوند. این ویژگی‌ها باعث می‌شوند که محیط یاخته گرمای یکنواختی را به خود بگیرد و تغییرات آنی محیط خارج حداقل تأثیر را بر روی پروتوپلاسم داشته باشد. مکانیسم عمل بدین‌ترتیب است: ۱. دمای آب، به علت دارابودن گرمای ویژه‌ی بالا، نسبت به مواد دیگر خیلی بکندی بالا می‌رود، یعنی با جذب مقدار زیادی گرما تغییرات دمایی ناچیز حاصل می‌کند، بدین جهت محیط داخلی موجودات زنده که بیشتر از آب تشکیل شده است، به‌آسانی دستخوش نوسانات مخرب گرمایی نمی‌شود. ۲. آب دارای گرمای تبخیر بالاست. زیرا هر گرم آب برای تبدیل‌شدن به بخار، به ۵۸۶ کالری گرما نیاز دارد. بدین جهت تبخیر آب از سطح پوست و شش بسیاری از موجودات زنده سبب خنک شدن و دفع گرمای اضافی از بدن آنها می‌شود.

یکی دیگر از خواص آب قدرت حلاّلیّت آن است و این ویژگی ناشی از ساختار قطبی آن است. مولکول آب، به علت مثلثی شکل بودن و عدم تقارن از نظر انتشار بار الکتریکی به‌عنوان یک مولکول دو قطبی عمل می‌کند که قطب مثبت آن را اتم‌های هیدروژن و قطب منفی آن را اتم اکسیژن تشکیل می‌دهد.

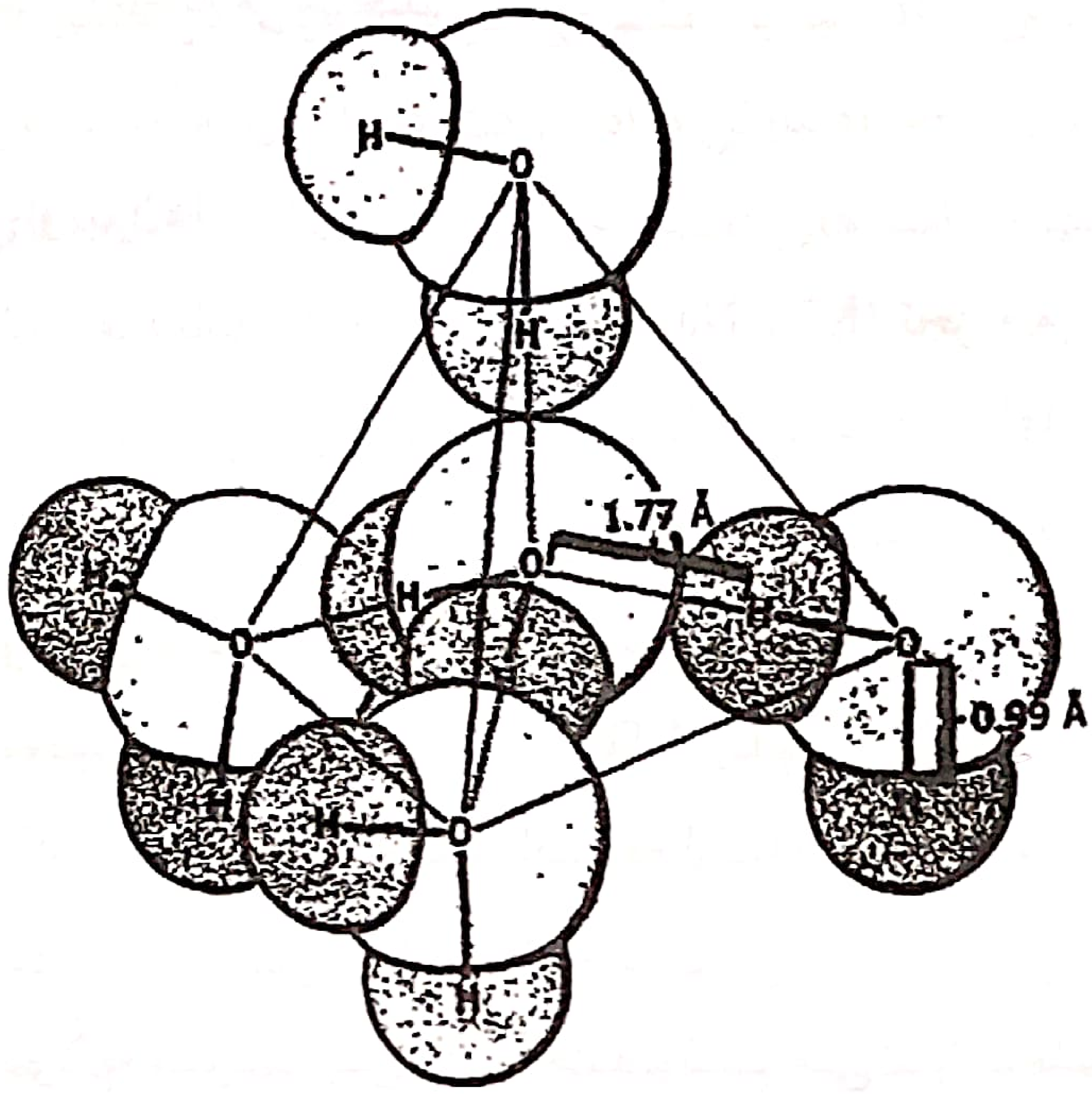
آب با ایجاد پیوند هیدروژنی در اطراف مولکول‌ها، آنها را به‌سوی خود می‌کشد و سبب جداشدن اجزاء سازنده‌ی این مولکول‌ها از یکدیگر و انحلال آنها می‌شود.



مولکول‌های آب به‌وسیله‌ی پیوندهای هیدروژنی به یکدیگر متّصل می‌شوند. بدین‌ترتیب اتم هیدروژن، که یک ظرفیتی است، می‌تواند از یک‌سو از طریق پیوند کووالان[1] به یک اتم اکسیژن مولکول آب و از سوی دیگر به طریق پیوند هیدروژنی، که در اثر کشش الکتروستاتیکی به‌وجود آمده و استحکام کمتری دارد، به اتم اکسیژن مولکول دیگر آب متصل شود (شکل ۲-۱).

---

۱. به اشتراک گذاردن الکترون‌ها.



شکل ۲-۱. آرایش چهار وجهی اتم‌های هیدروژن در اطراف اکسیژن در آب. دو اتم هیدروژن از چهار هیدروژن از طریق پیوند کووالانی به اتم اکسیژن در آب متصل شده‌اند، و دو هیدروژن اضافی (از دو مولکول دیگر آب) پیوندهای هیدروژنی را تشکیل می‌دهند.

مقدار آب یک موجود با سن و فعالیت متابولیسمی آن بستگی دارد. به‌عنوان مثال، مقدار آب در جنین ۹۰ تا ۹۵٪ است، درحالی‌که این مقدار در موجود بالغ و پیر به‌طور چشمگیری کاهش می‌یابد. مقدار آب در یاخته‌های زنده ۶۰ تا ۹۵٪ و در یاخته‌ها و بافت‌های در حال کمون ۱۰ تا ۲۰٪ است.

آب در یاخته به دو صورت آزاد[1] و پیوسته[2] وجود دارد. آب آزاد ۹۵٪ از کل آب یاخته را تشکیل می‌دهد و آبی است که مولکول‌های آن به دو صورت آزاد در یاخته وجود دارند و به‌سادگی جهت فعالیت‌های متابولیسمی در دسترس سایر عناصر قرار می‌گیرند. آب پیوسته که ۴ تا ۵٪ کل آب یاخته را تشکیل می‌دهد، توسط خاصیت جذب دو قطب به مولکول‌های پروتئین متّصل شده و بنابراین مولکول‌های آن در دسترس واکنش‌های یاخته‌ای قرار ندارند. مقدار آب پیوسته را معمولاً از روی مقدار

1. Free water
2. Bound water

پروتئین خشک شده‌ی یاخته می‌سنجند.

۲. نمک‌های کانی و یون‌ها

نمک‌هایی که به آنیون‌ها (مانند Cl^-) و کاتیون‌ها (K^+ , Na^+) تجزیه می‌شوند در ثابت نگاه‌داشتن فشار اسمزی مایعات و تعادل اسیدی ـ بازی یاخته‌ی گیاهان و جانوران نقش مهمی دارند. غلظت یون‌ها سبب افزایش فشار اسمزی و در نتیجه جذب آب می‌شود. وجود بعضی از یون‌های کانی، مانند منیزیم، به‌عنوان کمک آنزیم در واکنش‌های آنزیمی ضروری است. همچنین فسفات‌ها در بدن، ATP یا پیوند پُرانرژی را با ترکیبات آلی ایجاد می‌کنند که در تولید نیرو جهت تأمین فعالیت‌های بدن اهمیت فوق‌العاده‌ای دارند.

نمک‌ها معمولاً به‌صورت یون در یاخته یافت می‌شوند، بنابراین دارای بار الکتریکی مثبت (کاتیون) و منفی (آنیون) هستند. غلظت یون‌های مختلف در مایع درون‌یاخته‌ای با مایع بین‌یاخته‌ای تفاوت دارد. به‌عنوان مثال، غلظت یون‌های پتاسیم (K^+) و منیزیم (Mg^{2+}) در یاخته زیاد است درحالی‌که یون‌های سدیم (Na^+) و کلر (Cl^-) در مایع بین‌یاخته‌ای غلظت فراوان دارند. آنیون بارز در یاخته فسفات‌ها و نیز بعضی از بیکربنات‌ها هستند. فسفات در بافت خونی و مایعات بافتی به‌صورت یون آزاد یافت می‌شود. ولی قسمت اعظم فسفات بدن به ترکیبات آلی متصل است، مانند فسفولیپیدها، نوکلئوتیدها، فسفوپروتئین‌ها و قندهای فسفری، کلسیم در خون، استخوان و بافت غضروفی وجود دارد.

یون‌های دیگری که در بافت‌ها یافت می‌شوند عبارت‌اند از: سولفات، کربنات، بی‌کربنات، منیزیم و غیره.

آهن در رنگدانه‌های تنفسی از قبیل هموگلوبین و سیتوکروم، مس در هموسیانین و منیزیم در کلروفیل و غیره وجود دارد.

گوگرد به‌صورت ترکیبات آلی در اسیدهای امینه‌ی گوگرددار از قبیل سیستئین و متیونین یافت می‌شود. در این ترکیبات گوگرد توسط پیوند کووالان به کربن متصل است. تری‌پپتیدی به‌نام گلوتاتیون، که در ساختارش یک مولکول سیستئین وجود دارد، از متابولیت‌هایی است که در انواع بافت‌ها به‌فراوانی دیده می‌شود. گوگرد به‌صورت

گروه‌های سولفیدریل (SH) نیز به چشم می‌خورد. اهمیت گروه‌های سولفیدریل که در انتقال الکترون‌ها و بالنتیجه اکسایش مواد شرکت دارند روزبه‌روز بیشتر آشکار می‌شود. این ترکیبات نه تنها در اسیدهای آمینه وجود دارند، بلکه گروه‌های SH بسیاری از آنزیم‌ها را تشکیل می‌دهند. گازمن[1] و بارُن[2] در مطالعات خود در حدود ۴۰ آنزیم مختلف را نام برده‌اند که وجود گروه SH برای اعمال زیستی آنها ضروری است.

بعضی از مواد کانی به‌صورت غیریونیزه وجود دارند. به این طریق آهن توسط اتصال فلز ـ کربن، به‌صورت هموگلوبین[3]، فریتین[4] و سیتوکروم[5] دیده می‌شود.

برای اینکه یاخته بتواند فعالیت خود را حفظ کند، نه تنها وجود یون‌هایی که به آنها اشاره شد ضروری است، بلکه نسبت غلظت آنها در یاخته نیز بایستی متعادل باشد. اگر قلب قورباغه‌ای را بیرون آورده در محلولی از کلرورسدیم قرار دهیم، قلب برای مدت محدودی به ضربان‌های خود ادامه می‌دهد ولی چنانچه به این محلول نمک‌های کانی دیگری به نسبت متناسب بیفزاییم، ضربان قلب برای مدت بیش‌تری ادامه می‌یابد. غلظت چنین محلول‌هایی بایستی متناسب با غلظت مایعات بدن باشد (محلول‌های ایزوتونیک[6]).

خودآزمایی ۲-۱

۱. چرا آب برای ادامه‌ی زندگی یاخته لازم است؟
۲. ویژگی‌های آب را که سبب ثابت ماندن دمای محیط یاخته می‌شود نام ببرید.
۳. آب به چند صورت در یاخته وجود دارد؟ توضیح دهید.
۴. آب چه ساختاری دارد و مولکول‌های آن چگونه به‌هم متصل می‌شوند؟
۵. چه عواملی سبب اتصال آب به مولکول‌های پروتئین می‌شوند؟
۶. نمک‌ها معمولاً به چه صورت در پروتوپلاسم وجود دارند؟
۷. فلزات آهن، مس و منیزیم در کدام ترکیبات زیر وجود دارد؟
هموگلوبین، سیتوکروم، هموسیانین، کلروفیل.

---

1. Guzman
2. Baron
3. hemoglobin
4. ferritin
5. cytochromes
6. isotonic

۸. نقش گروه‌های سولفیدریل (SH) در یاخته چیست؟ و بیشتر در چه ترکیباتی دیده می‌شوند؟

ترکیبات آلی (مولکول‌های بزرگ)

اگرچه مولکول‌های کوچک بسیاری در یاخته وجود دارند که برای آن لازم‌اند، با این حال خاصیت «زنده» بودن یاخته به مولکول‌های بزرگی بستگی دارد که واحدهای تشکیل‌دهنده‌ی آنها به‌وسیله‌ی پیوندهای کووالان به‌هم متصل شده‌اند. این واحدها را تکپار (مونومر[1]) و مولکول بزرگ تشکیل شده را بسپار (پلی‌مر[2]) گویند. مولکول‌هایی که از مونومرهای زیادی تشکیل شده‌اند، ویژگی‌های بسیار متفاوتی دارند. به‌عنوان مثال، در میان هیدروکربورها، متان و اتان به حالت گاز و بوتان و اُکتان به حالت مایع هستند؛ پلی‌مریزاسیون‌های بیشتر (۲۰ مرنومر یا بیشتر)،روغن و بالاخره جامداتی مانند پارافین را تولید می‌کنند. پلی‌مرهای اساسی موجودات زنده به قرار زیرند: ۱. اسیدهای نوکلئیک[3] که از تکرار ۴ نوع نوکلئوتید مختلف به‌وجود آمده‌اند. تکرار ۴ نوع نوکلئوتید در مولکول DNA، منشأ اساسی اطلاعات ژنتیکی است. ۲. پلی‌ساکاریدها[4] که از مونوساکاریدها تشکیل شده‌اند و نشاسته، سلولوز و گلیکوژن را به‌وجود می‌آورند. ۳. پروتئین‌ها[5] که از ۲۰ نوع اسیدآمینه، مختلف تشکیل یافته‌اند و به‌وسیله‌ی پیوندهای پپتیدی به هم مربوط می‌شوند. ترتیب اتصال این اسیدهای آمینه به یکدیگر پروتئین‌های مختلفی را به‌وجود می‌آورد که فعالیت‌های زیستی متفاوت دارند.

پروتئین‌ها

نام پروتئین از کلمه یونانی Protos به معنی اولیه اقتباس شده است، و نخستین بار بنا به پیشنهاد برزِلیوس[6] توسط مولدر[7] مورد استفاده قرار گرفت. برزِلیوس این نام را به تمام مواد آلی نیتروژن‌دار که در یاخته‌ی زنده یافت می‌شوند اطلاق کرد.

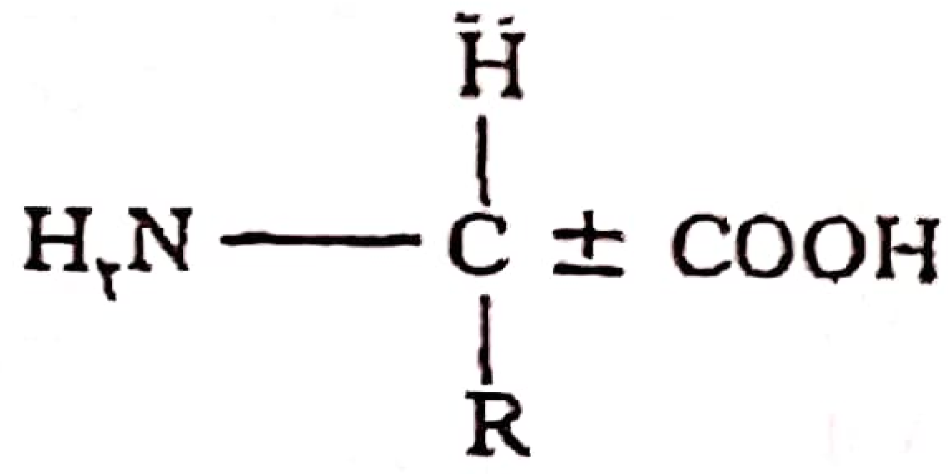
---

1. monomer
2. polymer
3. Nucleic acids
4. Poly saccharides
5. proteins
6. Berzelius
7. Mülder

پروتئین‌ها بخش اساسی و ستون فقرات ساختار یاخته‌ی زنده را تشکیل می‌دهند. آنزیم‌ها که کلیه‌ی واکنش‌های فیزیکی و شیمیایی اساسی حیاتی وابسته به آنهاست، ساختار پروتئینی دارند. برخی از پروتئین‌ها لایه‌ی محافظ موجود زنده را تشکیل می‌دهند، و گروه دیگری هورمون‌ها و ناقلین اکسیژن را به‌وجود می‌آورند. تعدادی در انقباضات ماهیچه‌ای شرکت می‌کنند و یا همراه با ژن‌ها در هسته‌ی یاخته دیده می‌شوند و بالاخره بعضی نیز در واکنش‌های ایمنی بخش و تشکیل پادزهر و دفاع بدن نقش مؤثری را به عهده دارند. در حقیقت، پروتئین‌ها بخش اصلی یا در حدود سه‌چهارم مواد تشکیل‌دهنده‌ی بافت‌های جانوری را به‌وجود می‌آورند.

ساختار عمومی پروتئین‌ها

پروتئین‌ها مولکول‌های بزرگی با وزن مولکولی ۵۰۰۰ الی چند میلیون هستند که از واحدهایی به‌نام اسیدهای آمینه‌ی[1] آلفا تشکیل شده‌اند. (جدول ۲-۱) این اسیدها به‌وسیله‌ی پیوندهای پپتیدی به هم متصل می‌شوند. به‌طور کلی در هر اسیدآمینه، کربنی که مجاور گروه COOH ـ قرار دارد (کربن آلفا) به یک گروه امینی (-NH2) متصل است. به‌علاوه،کربن آلفا به یک گروه متنوع جانبی R پیوسته است.



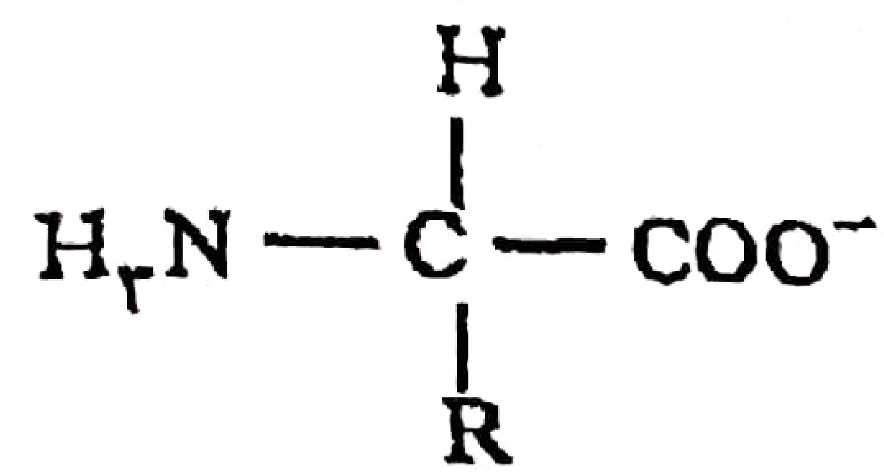
زنجیرهٔ جانبی

تفاوت اسیدهای آمینه‌ی مختلف در زنجیر یا گروه جانبی آنهاست؛ به‌عنوان مثال،زنجیره‌ی جانبی در آلانین یک کربنی و در لوسین چهار کربنی است. جدول ۲-۱ نشان می‌دهد که ویژگی‌های اسیدهای آمینه‌ی مختلف به ترکیب شیمیایی زنجیره‌های جانبی بستگی دارد؛ به‌عنوان مثال، لیزین و ارژینین به علت داشتن یک گروه امینه‌ی اضافی، باز هستند درحالی‌که گلوتامیک و آسپارتیک به علت داشتن یک گروه اضافی کربوکسیل، اسید هستند.

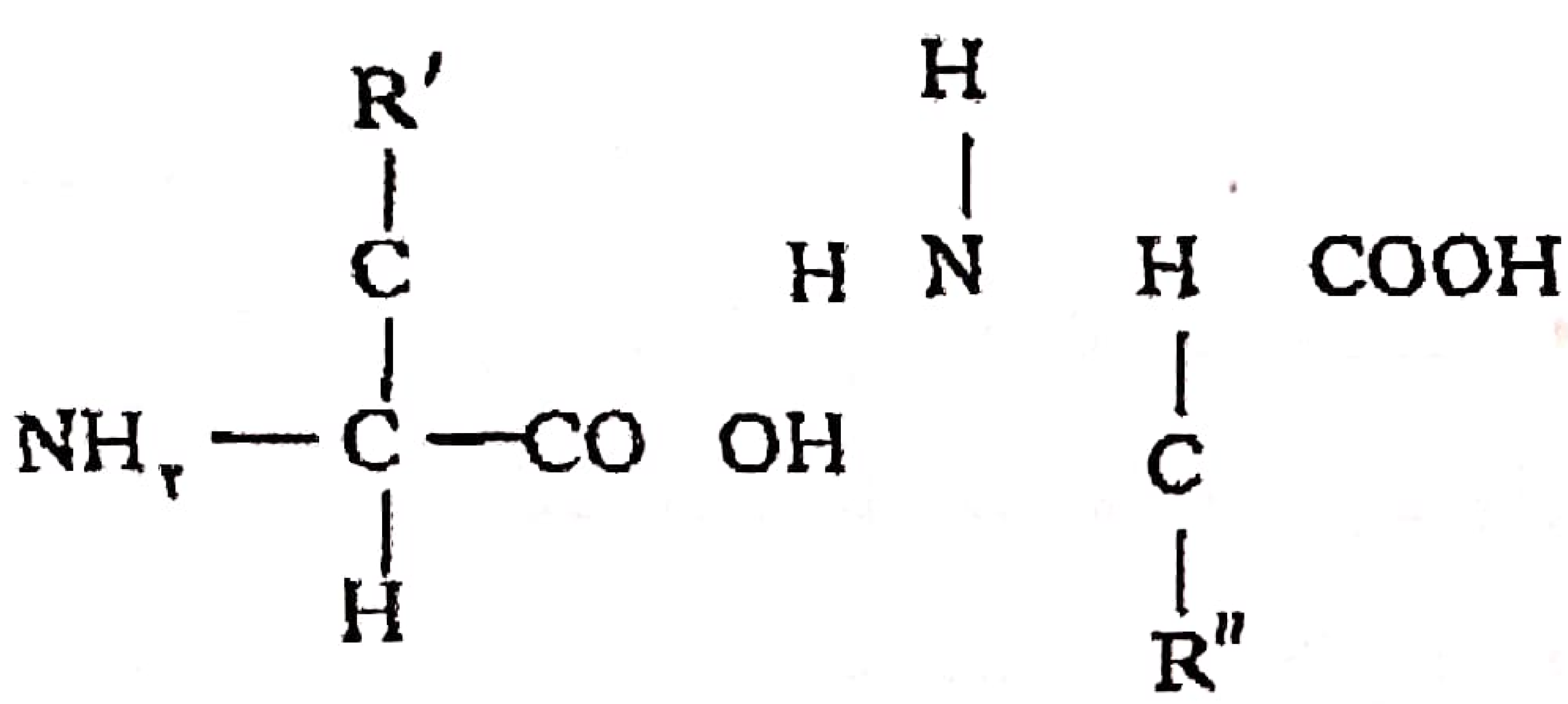
اسیدآمینه، به علت وجود گروه‌های اسیدی و بازی می‌تواند هر دو بار الکتریکی

1. Amino acids

مثبت و منفی را داشته باشد و از این‌رو اسیدهای آمینه مولکول‌های آمفوتریک[1] هستند.



هنگامی که دو اسیدآمینه به یکدیگر متصل می‌شوند، عامل اسیدی یکی از آنها با عامل بازی دیگری پیوند برقرار می‌کند و این واکنش با از دست دادن یک مولکول آب همراه است.



جدول ۲-۱ بیست نوع اسیدآمینه

نوع اسیدآمینه	علامت سه حرفی	علامت یک حرفی
آب گریز (دارای زنجیره‌ی جانبی چربی‌دار)		
گلیسین	Gly	G
آلانین	Ala	A
والین	Val	V
لوسین	Leu	L
ایزولوسین	Ize	I
بازی (دی‌آمینو)		
ارژینین	Arg	R
لیزین	Lys	K
اسید (دی‌کربوکسیلیک)		
اسید گلوتامیک	Clu	E
اسید آسپارتیک	Asp	D
آمیددار		
گلوتامین	Gln	Q

۱. amphoteric: جسمی است که گاهی خاصیت اسیدی و گاهی خاصیت بازی دارد (با بازهای قوی، به‌عنوان اسید و با اسیدهای قوی، به‌عنوان باز واکنش می‌کند).

ادامه **جدول ۲-۱** بیست نوع اسیدآمینه

نوع اسیدآمینه	علامت سه حرفی	علامت یک حرفی
آسپاراژین	Asn	N
هیدروکسیل دار		
ترئونین	Thr	T
سرین	Ser	S
سولفوردار		
سیستئین	Cys	C
متیونین	Met	M
اروماتیک (معطر)		
فنیل آرنین	Phe	F
تیروزین	Tyr	Y
هتروسیکلیک		
تریپتوفان	Trp	W
پرولین	Pro	P
هیستیدین	His	H

اتصال ـ CO ـ NH ـ به‌عنوان اتصال یا پیوند پپتیدی خوانده می‌شود و مولکول حاصله ویژگی آمفوتریک خود را حفظ می‌کند، زیرا گروه اسیدی همیشه در یک انتهای زنجیر و گروه بازی در انتهای دیگر قرار دارد، به‌علاوه جزء جانبی (بنیان) نیز می‌تواند اسیدی یا بازی باشد. دی‌پپتید، از دو اسیدآمینه و تری‌پپتید، از ۳ اسیدآمینه، اُلیگوپپتید، از چندین اسیدآمینه و پلی‌پپتید، از تعداد زیادی اسیدآمینه تشکیل شده است.

فاصله‌ی بین دو اتصال پپتیدی در حدود ۰/۳۵ نانومتر است. یک پروتئین با وزن مولکولی ۳۰۰۰۰ از ۳۰۰ اسید آمینه تشکیل شده است که اگر به‌طور کامل باز شده باشد، طول زنجیره ۱۰۰ نانومتر، عرض آن ۱ نانومتر و ضخامت آن ۰/۴۶ نانومتر است.

پروتئین‌های مرکب یا الحاقی از اتصال پروتئین ساده با ماده‌ی غیرپروتئینی، که گروه پروستتیک[1] نام دارد، به‌وجود می‌آیند. از جمله‌ی این پروتئین‌ها می‌توان نوکلئوپروتین‌ها (که با اسیدهای نوکلئیک همراه‌اند)،گلیکوپروتئین‌ها، لیپوپروتئین‌ها (مانند لیپوپروتئین خون)، و کرموپروتئین‌ها نظیر هموگلوبین، هموسیانین و سیتوکروم‌ها (که ماده‌ی پروستتیکی آنها یک ماده‌ی رنگی است) را نام برد. گروه پروستتیک

1. prosthetic

هموگلوبین و میوگلوبین (پروتئین‌های موجود در ماهیچه) «هم[1]» است. این ماده‌ی آلی آهن‌دار با اکسیژن ترکیب می‌شود.

یکی از ویژگی‌های مهم پروتئین‌ها، ساختار سه‌بعدی آنهاست. پروتئینی که این ساختار فضایی خاص را از دست می‌دهد و به‌صورت یک رشته درمی‌آید و یا زنجیره‌های پپتیدی آن بدون نظم و ترتیب ویژه قرار می‌گیرند، فاقد هرگونه فعالیت زیستی است؛ به عبارت دیگر، فعالیت زیستی یک پروتئین به ساختار فضایی آن بستگی دارد. ترتیب قرار گرفتن اسیدهای آمینه که خود تعیین‌کننده‌ی این نوع ساختار فضایی است، از اهمیت به‌سزایی برخوردار است. ساختار پروتئین‌ها در ۴ سطح طبقه‌بندی شده است.

۱. ساختار اول پروتئین‌ها (ترتیب قرار گرفتن اسیدهای امینه)

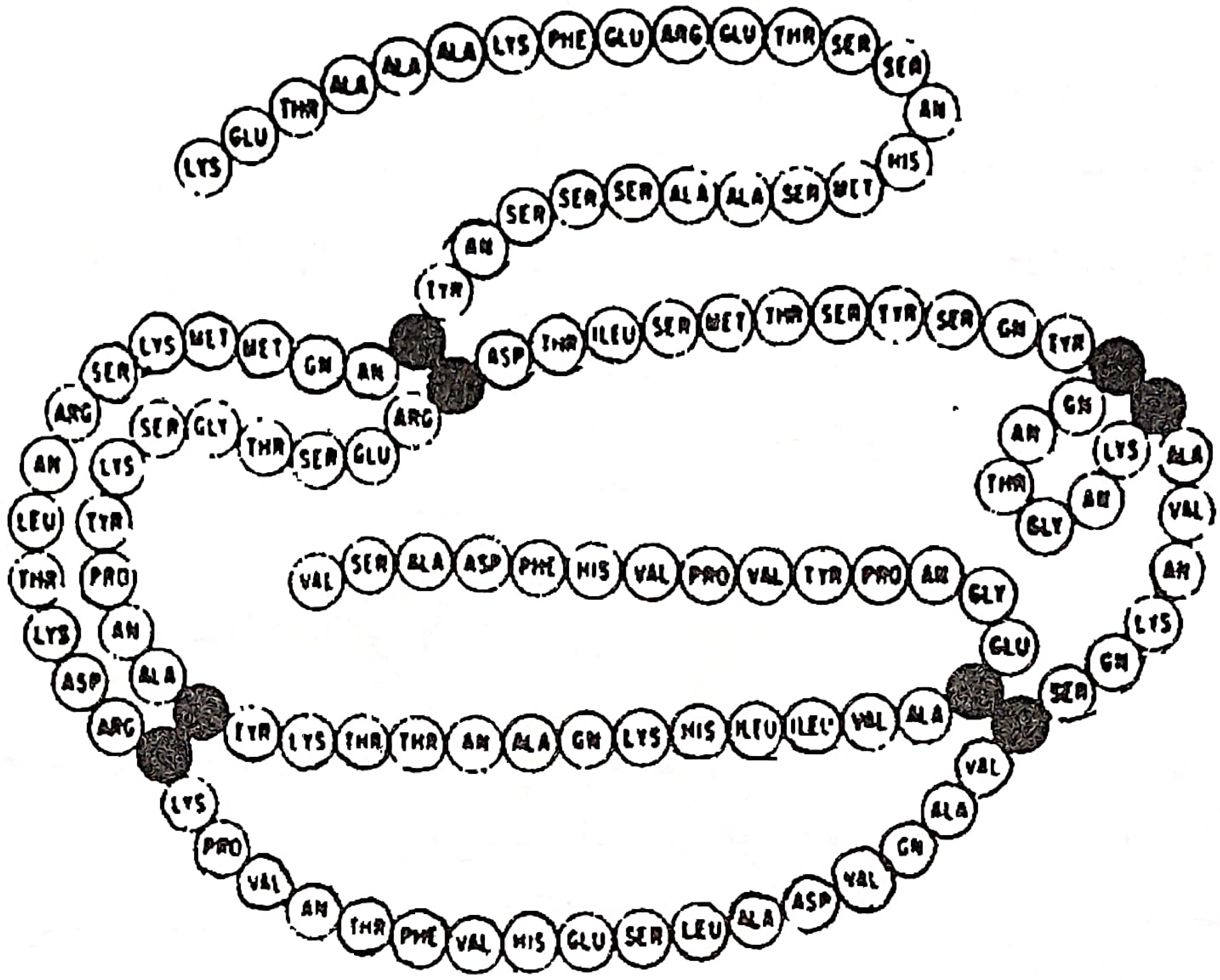
اسیدهای آمینه می‌توانند به طرق مختلف با هم ترکیب شوند. ترتیب پی‌درپی قرار گرفتن اسیدهای آمینه در یک پروتئین را ساختار اول پروتئین می‌نامند و پیوندهای پپتیدی، پایه‌های ساختار اولیه هستند. پیوندهای پپتیدی تنها پیوندهای کووالان در ساختار یک زنجیر پلی‌پپتیدی نیستند،بلکه در یک زنجیر پلی‌پپتیدی یا مابین دو زنجیر نیز ممکن است بین دو اتم گوگرد (-S-S-) پیوند کووالان، یعنی پیوندهای دی‌سولفید، وجود داشته باشد. در واقع ساختار اول پروتئین‌ها چگونگی پیوندهای کووالانسی یک پروتیئن را کاملاً توجیه می‌کند.

ساختار اول پروتئین‌ها بسیار مهم و تعیین‌کننده‌ی ساختارهای دوم و سوم پروتئین است.

در مولکول پروتئین، اسیدهای آمینه مانند دانه‌های تسبیح‌اند (شکل ۲-۲) و ترتیب قرار گرفتن آنها از نظر زیستی بسیار مهم است. در بیماری ارثی «کم‌خونی یاخته‌ی داسی‌شکل[2]» تغییر تنها یک اسیدآمینه در ملکول هموگلوبین سبب تغییرات عمیق زیستی می‌شود. جدول ۲-۲ هموگلوبین‌های مختلف انسان را نشان می‌دهد.

---

1. heme
2. Sickle cell anemia



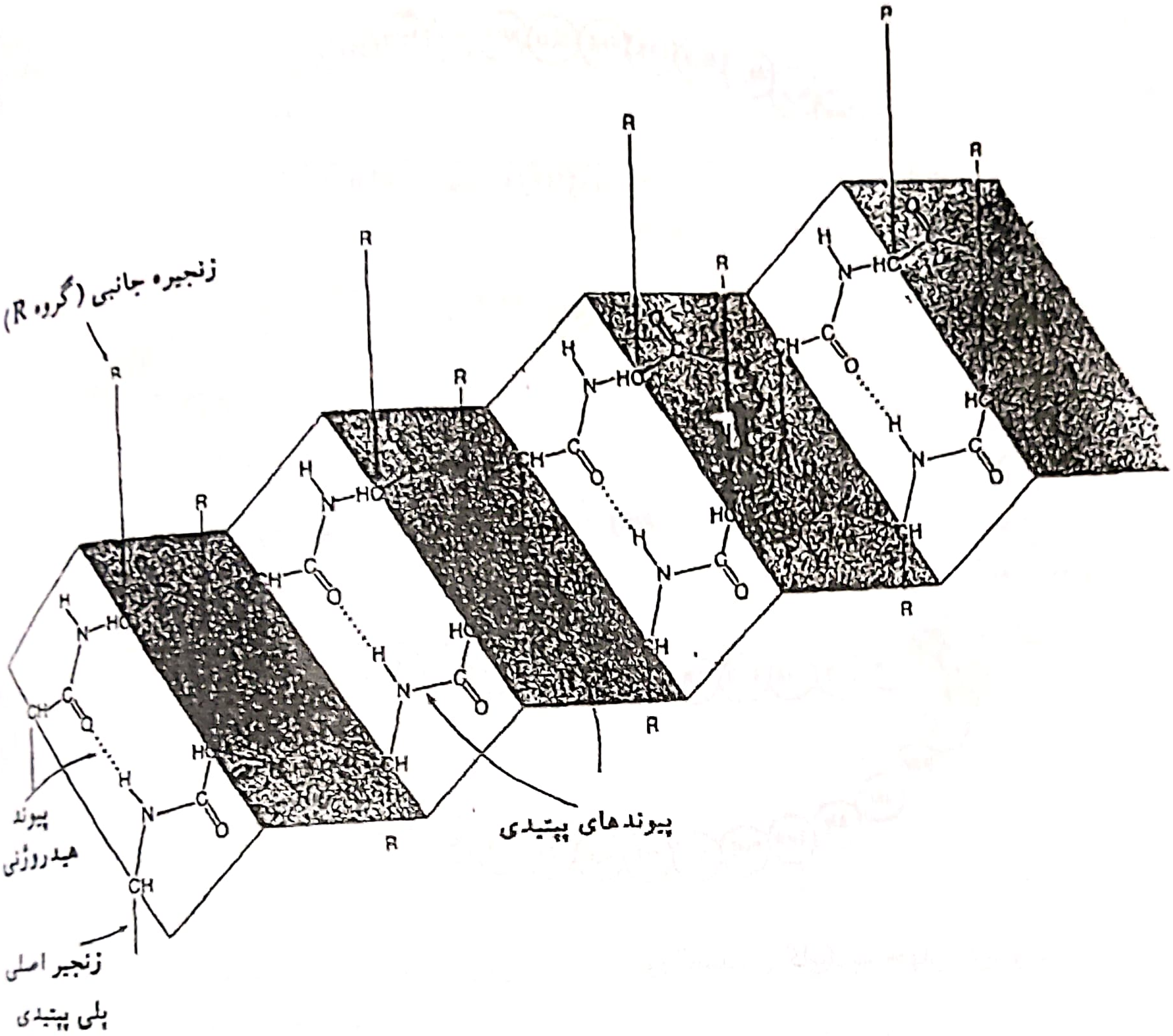
شکل ۲-۲. ساختار اول پروتئین (ریبونوکلئاز از لوزالعمده‌ی گاو). به چهار دی‌سولفید بین سیستئین‌ها توجه کنید.

جدول ۲-۲. تفاوت‌های شیمیایی در ترتیب قرار گرفتن اسیدهای آمینه در هموگلوبین‌های انسان.

کدون	توالی اسیدآمینه	
GAA. GAG	$\overset{+}{N}H,Val-\overset{+}{H}is-Leu-Thr-pro-\overset{-}{G}lu-\overset{-}{G}lu-\overset{+}{L}ys...$	HbA طبیعی
GUA. GUG	$\overset{+}{N}H,Val.\overset{+}{H}is-Leu-Thr-pro-Val-\overset{-}{G}lu-\overset{+}{L}ys...$	HbS غیرطبیعی
AAA.AAG	$\overset{+}{N}H,Val.\overset{+}{H}is-Leu-Thr-pro-\overset{+}{L}ys-\overset{-}{G}lu-\overset{+}{L}ys...$	HbC غیرطبیعی

۲. ساختار دوّم پروتئین‌ها

ترتیب فضایی اسیدهای آمینه در زنجیر پلی‌پپتیدی را ساختار دوّم پروتئین گویند. یک دسته از این ساختارهای فضایی منظم در نتیجه‌ی ایجاد پیوندهای هیدروژنی بین گروه‌های مختلف رشته‌های پلی‌پپتیدی متفاوت به‌وجود می‌آیند که به‌طور کلی آنها را «ساختار بتا» می‌نامند. (شکل ۲-۳). این نوع پیوندهای هیدروژنی خارجی هستند و



شکل ۲-۳. ساختار پلیسه‌ی بتا در پروتئین‌ها

زنجیره‌های پلی‌پپتیدی را به یکدیگر متصل کرده و به‌صورت یک برگ کاغذ چین‌دار (پلیسه) درمی‌آورند. پیوندهای هیدروژنی بین گروه‌های کربوکسیل ($-\overset{O}{\overset{||}{C}}-$) از یک رشته با هیدروژن گروه آمین ($-\overset{H}{\overset{|}{N}}-$) از رشته‌ی دیگر به‌وجود می‌آیند. اما مهم‌ترین ساختار فضایی که در نتیجه‌ی پیوندهای هیدروژنی داخلی در یک رشته‌ی پلی‌پپتیدی به‌وجود می‌آید شکل مارپیچ منظم[1] است که در نتیجه‌ی تاب‌خوردگی ستون فقرات پلی‌پپتید بر روی خود است و ساختار آلفا نامیده می‌شود (شکل ۲-۴).

1. a regular coil (a – helix)

۳. ساختار سوم پروتئین‌ها (ساختار سه‌بعدی)

ساختار سوم پروتئین طرز قرار گرفتن رشته‌ی پروتئینی را در فضا توجیه می‌کند که در بیشتر موارد بسیار نامنظم است. به‌طور کلّی هیچ‌گونه پروتئینی یافت نمی‌شود که تنها به شکل یک مارپیچ ساده باشد، بلکه تقریباً تمام آنها دارای مناطق مارپیچ و غیرمارپیچ هستند. شاید مهم‌ترین علت این بی‌نظمی در شکل فضایی مولکول‌های پروتئینی گروه‌های جانبی اسیدهای آمینه‌ای است که در ساختار آنها به‌کار می‌روند. همچنین پیوندهای مختلف (مانند هیدروژنی، کووالان، دی‌سولفید و غیره) در پیدایش این ساختار سه‌بعدی بی‌تأثیر نیستند.

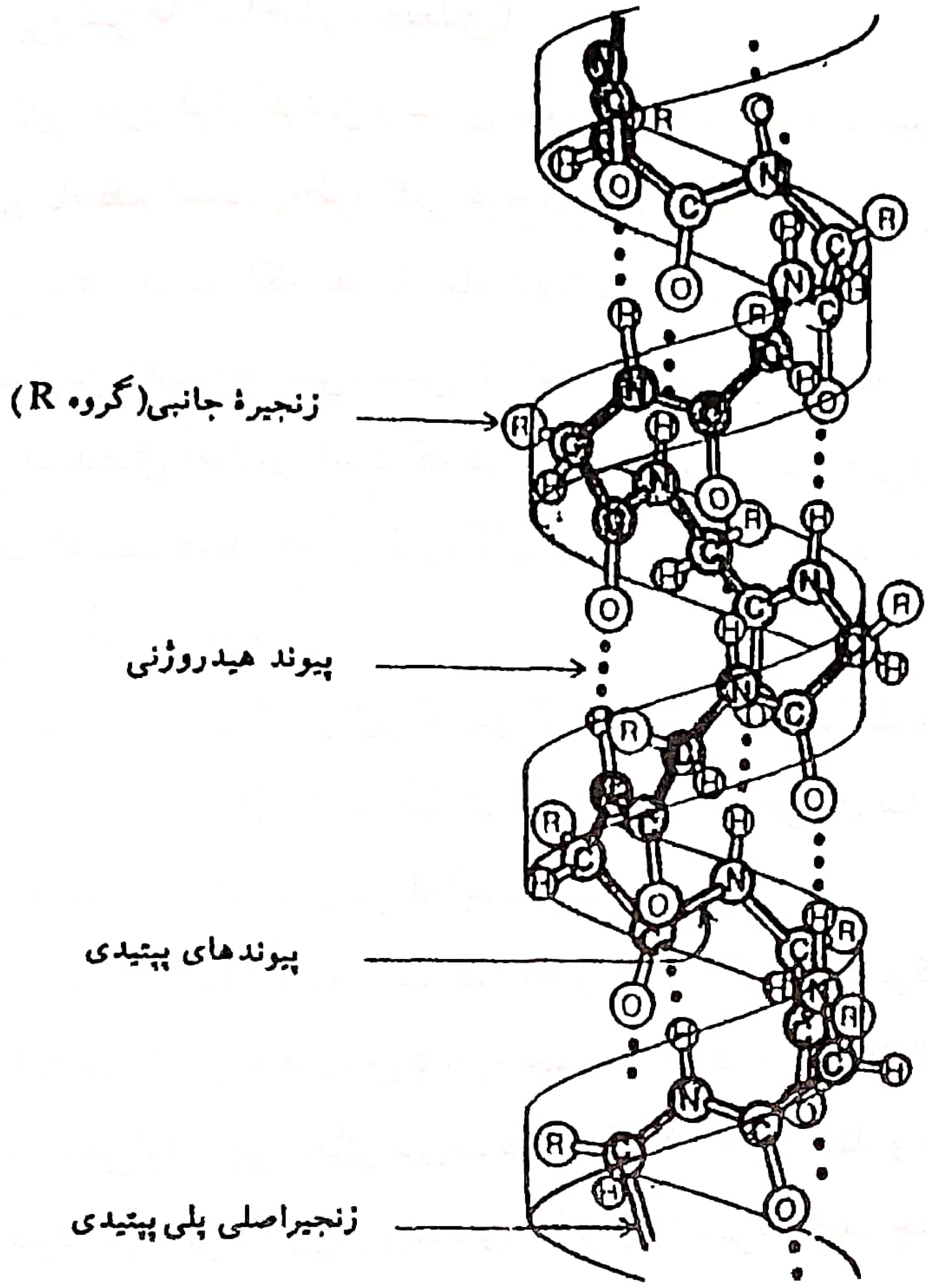
واسرشتی (دناتوره‌شدن[1]) پروتئین که در اثر دمای بالا یا شرایط غیرفیزیولوژیک گوناگون صورت می‌گیرد (شکل ۲–۵) عبارت است از برهم خوردن ساختار سه‌بعدی پروتئین که معمولاً سبب از دست رفتن فعالیت زیستی می‌شود.

در شکل ۲–۵ نشان داده شده است که واسرشتی آنزیم ریبونوکلئاز می‌تواند به‌وسیله‌ی بتامرکاپتواتانول[2] و غلظت زیاد اوره صورت گیرد. مرکاپتواتانول یک عامل احیاءکننده است که می‌تواند پیوندهای دی‌سولفید -S -S- 4 پاره کند و سبب تبدیل آنها به گروه SH – شود، درحالی‌که اوره پیوندهای دیگری را می‌شکند. چنانکه در شکل ۲–۵ ملاحظه می‌گردد، ریبونوکلئاز به‌وسیله‌ی ۴ پیوند دی سولفید که بین جفت‌های سیستئین (اسیدآمینه‌ای که یک گروه SH دارد) به‌وجود می‌آید، نگاهداری می‌شود. در اثر حذف اوره و مرکاپتواتانول که معمولاً به‌وسیله‌ی دیالیز صورت می‌گیرد. آنزیم می‌تواند شکل طبیعی خود را باز یابد و مجدداً فعال شود. کاملاً روشن است که همه‌ی اطلاعات لازم جهت تولید مولکول تاب خورده‌ی پروتئین، در ترتیب قرار گرفتن اسیدهای آمینه است.

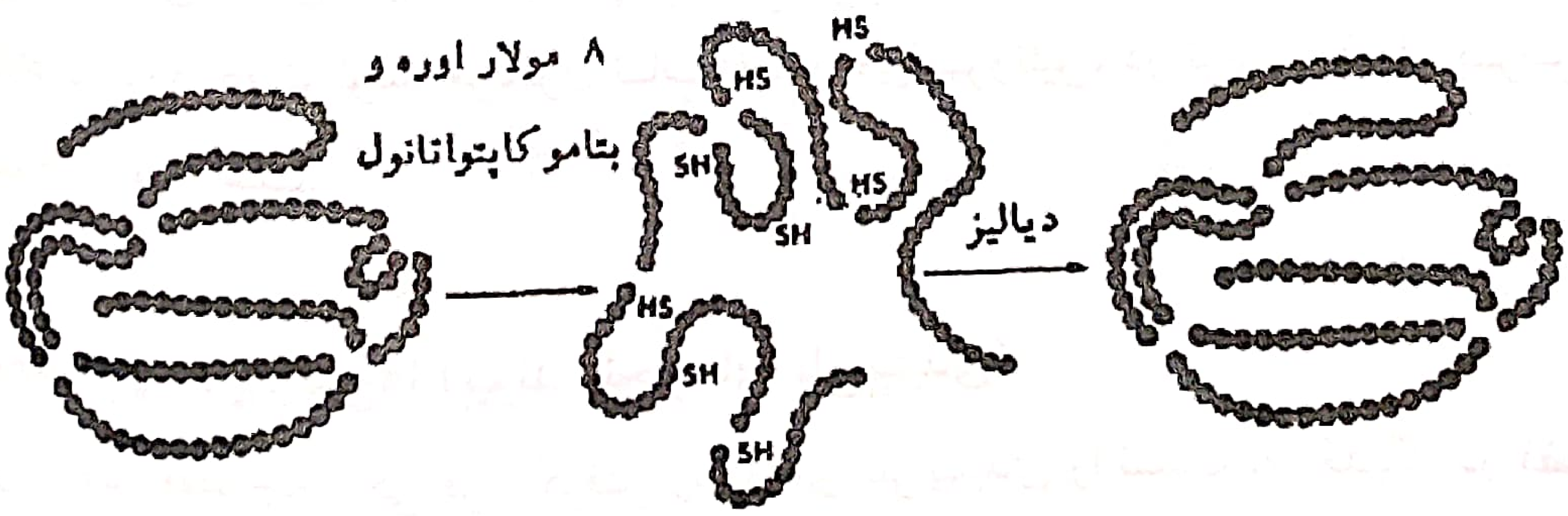
ساختار چهارم پروتئین‌ها (پیوند زنجیرهای پلی‌پپتیدی)

این ساختار فقط چگونگی قرار گرفتن رشته‌های پلی‌پپتیدی را نسبت به یکدیگر در فضا مشخص می‌کند. از نظر ساختار فضایی، دو، سه و یا چند پپتید می‌توانند به‌وسیله‌ی

---
1. denaturation
2. β - mercaptoethanol

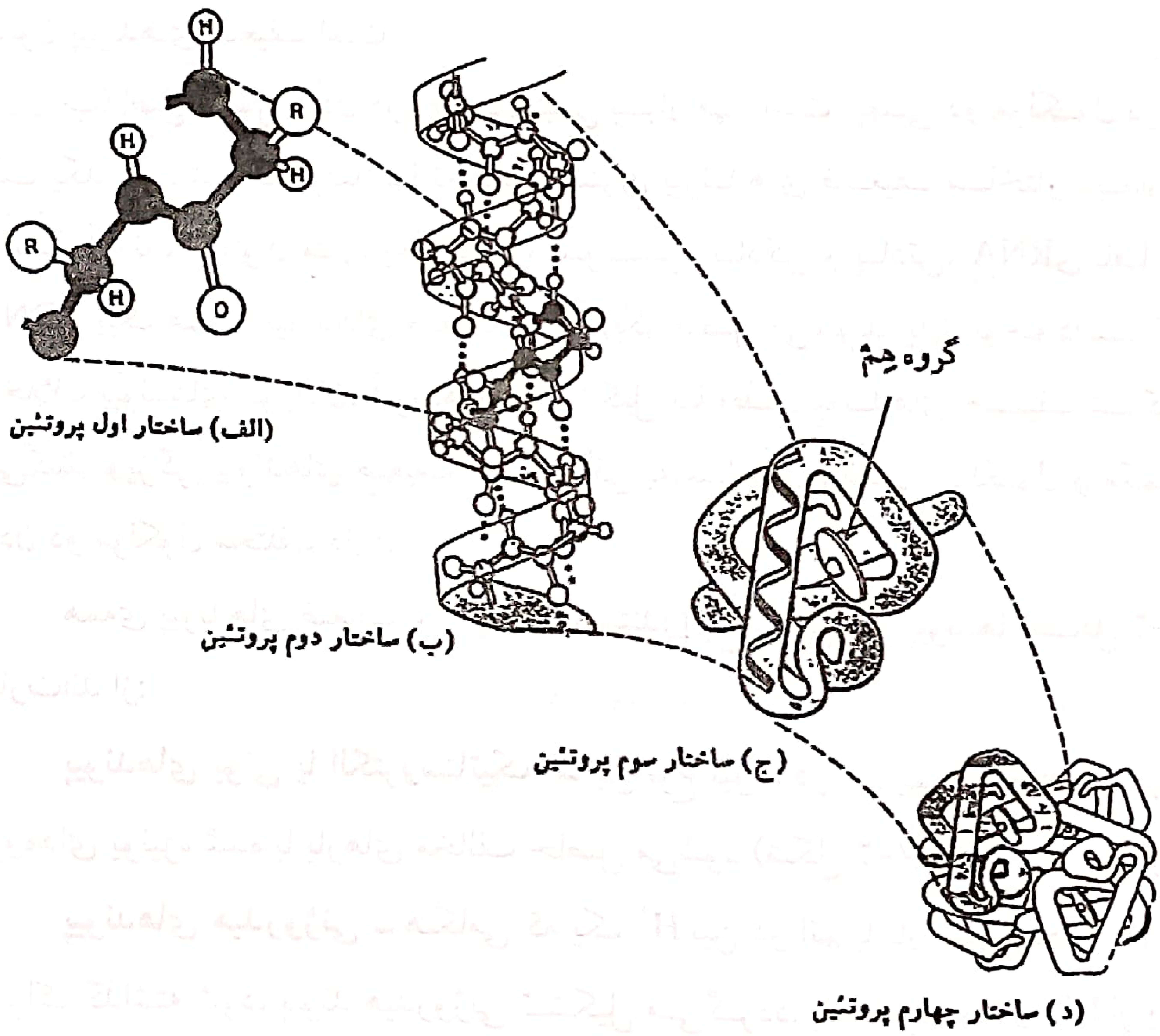


شکل ۲-۴. مارپیچ آلفا در یک پروتئین.



شکل ۲-۵. غیرطبیعی شدن و مجدداً به شکل اصلی بازگشتن آنزیم ریبوکلئاز. این آزمایش نشان می‌دهد که اطلاعات لازم جهت تاب‌خوردگی پروتئین در ترتیب قرار گرفتن اسیدهای امینه‌ی آن است.

پیوندهای ضعیف شیمیایی به یکدیگر متصل و در کنار هم قرار گیرند. ساختار چهارم پروتئین‌ها چگونگی اتصال این پپتیدها را در فضا نسبت به یکدیگر توصیف می‌کند. به‌عنوان مثال، مولکول هموگلوبین از ۴ زنجیر پلی‌پپتیدی تشکیل شده که دوتای آنها به‌عنوان a و دو تای دیگر به‌عنوان β تعیین شده‌اند. این چهار زنجیر با پیوند به یکدیگر مولکول هموگلوبین را می‌سازند، که به لحاظ دارا بودن ساختار فضایی معین می‌تواند نقش انتقال اکسیژن را ایفا کند. زنجیرهای مختلف یک مولکول هموگلوبین را می‌توان به کمک مواد مختلف مانند اوره، گوآنیدین و محلول‌های اسید، یا باز ضعیف که بر روی پیوندهای ضعیف اثر می‌کنند، از یکدیگر جدا کرد. این واکنش‌ها اغلب برگشت‌پذیرند. شکل ۲-۶ چهار سطح ساختاری هموگلوبین را نشان می‌دهد.



شکل ۲-۶. چهار سطح ساختاری هموگلوبین: الف) ساختار اول پروتئین متشکل از یک ردیف اسیدآمینه که به‌وسیله‌ی پیوندهای پپتیدی به‌هم متصل شده‌اند؛ ب) پلی‌پپتید حاصله می‌تواند به‌صورت مارپیچ‌آلفا، شکلی از ساختار دوم پروتئین درآید؛ ج) مارپیچ آلفا بخشی از ساختار سوم پلی‌پپتید تاب خورده است که خود یکی از اجزای تشکیل‌دهنده‌ی ساختار چهارم است؛ د) ساختار چهارم هموگلوبین.

پیوندهای اساسی لازم برای نگهداری ساختار پروتئین

علاوه بر پیوندهای کووالان (پیوندهای پپتیدی و دی‌سولفیدی ‎-S-S-‎)، پیوندهای ضعیف نیز در ساختار زنجیرهای پلی‌پپتیدی شرکت می‌کنند و باعث پایداری ساختار پروتئین می‌شوند. پیوندهای ضعیف دارای دو نقش زیستی مهم‌اند:

الف) مولکول‌های درشت به‌وسیله‌ی این پیوندها پایدار می‌شوند، زیرا هرچه مولکول درازتر باشد، تعداد پیوندهای ضعیف نیز بیشتر است. بنابراین مقدار انرژیی که برای ثابت نگاه‌داشتن ساختار مولکول درشت لازم است افزایش می‌یابد و مجموعه‌ی این انرژی اغلب از انرژی یک یا چند پیوند کووالان نیز بیشتر است. چون بیشتر پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک مولکول‌های درشت هستند، لذا پایداری آنها بیشتر مدیون پیوندهای ضعیف است.

ب) اصل مکمل بودن در زیست شیمی بسیار مهم است. یعنی دو مولکول باید قالب یکدیگر باشند تا بتوانند با تعداد بیشتری پیوندهای ضعیف ساختار پایداری به‌دست آورند، به‌عنوان مثال، یک آنزیم و سوبسترا، پادگن و پادتن، RNAی ناقل و RNAی پیک همه با پیوندهای ضعیف به یکدیگر متصل می‌شوند. باید توجه داشت که، برخلاف پیوندهای کووالان، آنزیم‌ها در تشکیل یا قطع پیوندهای ضعیف شرکت نمی‌کنند. ویژگی پیوندهای ضعیف فقط بستگی به ساختار فضایی مولکول و مکمل بودن دو مولکول مختلف دارد.

همه‌ی پیوندهای ضعیف غیرکووالان هستند؛ انواع اصلی این پیوندها (شکل ۲-۷) عبارت‌اند از:

پیوندهای یونی یا الکتروستاتیک ـ این نوع پیوند در اثر نیروی جاذبه‌ی میان گروه‌های یونیزه شده با بارهای مخالف حاصل می‌شود (شکل ۲-۷- الف).

پیوندهای هیدروژنی ـ هنگامی که یک H^+ بین دو اتم با بار منفی مجاور هم به اشتراک گذاشته شود، پیوند هیدروژنی تشکیل می‌گردد. به‌عنوان مثال، H^+ از یک مولکول می‌تواند بین نیتروژن و اکسیژن مولکول دیگر (با بار منفی) پیوند هیدروژنی برقرار کند. این پیوندها برای جفت شدن بازهای اسید نوکلئیک لازم‌اند.

پیوندهای آب‌گریز ـ پیوندهایی که به آنها اشاره شد پیوندهای قطبی هستند که

در تشکیل آنها آب نقش مهمی دارد. در زنجیرهای پلی‌پپتیدی، بنیان‌های غیرقطبی مانند CH_3 در والین و $-CH(CH_3)_2$ در لوسین وجود دارند که در آب حل نمی‌شوند، چون بار الکتریکی ندارند. این گروه‌ها به‌گونه‌ای با هم جمع می‌شوند که با آب تماس نداشته باشند ولی از آنجا که در یک مولکول، مرکز تراکم الکترون‌ها و پروتون‌ها در یک نقطه قرار ندارد، اگر دو مولکول را به‌هم نزدیک کنیم، یکدیگر را جذب می‌کنند. این نیروی کشش را «نیروی واندروالس[1]» و این نوع پیوند را پیوند آب گریز نیز می‌گویند، زیرا گرایش این مولکول‌ها به یکدیگر به علت گریزان بودن آنها از آب است.

خودآزمایی ۲-۲

۱. نقش گروه‌های سولفیدریل (SH) در یاخته چیست؟ و بیشتر در چه ترکیباتی دیده می‌شوند؟

۲. مونومر و پلی‌مر را تعریف کنید.

۳. اسیدآمینه را با رسم فرمول تعریف کنید.

۴. چرا اسیدهای آمینه را مولکول‌های آمفوتریک نامند؟

۵. دی‌پپتید، تری‌پپتید و پلی‌پپتید را تعریف کنید و چگونگی اتصال آنها را به یکدیگر مشخص سازید.

۶. اتصال -NH-CO- چه نوع پیوندی است؟

۷. چهار سطح ساختار پروتئین را با هم مقایسه کنید.

۸. چرا پیوندهای ضعیف در ساختار پروتئین اساسی هستند؟

۹. انواع پیوندهای ضعیف را نام ببرید.

طبقه‌بندی پروتئین‌ها

پروتئین‌ها رفتار یاخته‌ها را کنترل می‌کنند و در ساختار مولکولی آنها نیز شرکت دارند. به علت فراوانی پروتئین‌ها هیچ‌یک از روش‌های طبقه‌بندی رضایت‌بخش نیست، با این وجود طبقه‌بندی عملی برحسب توانایی‌های فیزیکی و شکل آنها به قرار زیر است:

---

1. Van Der Waals

۱. پروتئین‌های رشته‌ای

این پروتئین‌ها در محیط مایع غیرمحلول‌اند و آنزیم‌های پروتئولیتیک بر آنها اثر ندارند. پروتئین‌های رشته‌ای مولکول‌های درازی هستند که از تعداد بسیاری زنجیرهای مارپیچی پلی‌پپتیدی تشکیل شده‌اند. مهم‌ترین پروتئین‌هایی که در این گروه قرار دارند عبارت‌اند از: فیبرینوژن[۱]، میوزین[۲]، اکتین[۳]، کلاژن[۴] و کراتین[۵].

فیبرینوژن ـ فیبرینوژن از شش زنجیر پلی‌پپتیدی تشکیل شده است که دوبه‌دو با یکدیگر همانندند. علت انعقاد خونی که از بدن خارج می‌شود این است که فیبرینوژن در حضور یون کلسیم و آنزیم ترومبین به پروتئین رشته‌ای دیگر به‌نام فیبرین تبدیل می‌شود. فیبرین که نامحلول است گلبول‌های قرمز خون را دربرگرفته و لخته را تولید می‌کند.

میوزین ـ میوزین از دو زنجیرپپتیدی سنگین و دو یا سه زنجیر پپتیدی سبک ساخته شده است. زنجیر پپتیدی سنگین دارای یک قسمت کروی به‌نام سرویک قسمت رشته‌ای به‌نام دُم به‌صورت مارپیچ آلفاست. میوزین پروتئینی است که به‌طور استثنایی دارای دو نقش آنزیمی و مکانیکی است. نقش آنزیمی میوزین، هیدرولیز ATP و آزاد کردن انرژی آن است. نقش آنزیمی این پروتئین مربوط به قسمت کروی شکل آن است. انرژی آزاد شده به مصرف انقباض میوفیبریل[۶] (تارچه‌های ماهیچه‌ای) می‌رسد. این روند معرف نقش مکانیکی میوزین است.

بنابراین، میوزین مولکولی است که می‌تواند منقبض شود و در عین حال آنزیمی است که انرژی لازم برای انقباض را از هیدرولیز ATP به‌دست می‌آورد.

اکتین ـ اکتین پروتئینی است که همراه با میوزین یک واحد قابل انقباض ماهیچه‌ای به‌نام میوفیبریل را تشکیل می‌دهد. انقباض عضلانی[۷] عبارت است از یک نوع سرخوردن مولکول اکتین و میوزین روی یکدیگر که باعث کم شدن طول میرفیبریل

---

1. fibrinogen
2. myosin
3. action
4. collagen
5. keratine
6. myofibril

۷. به گفتار پنجم مراجعه کنید.

می‌شود.

کُلاژن ـ کُلاژن یکی از پروتئین‌های رشته‌ای است که در بافت‌های همبند یافت می‌شود و دارای مقدار زیادی هیدروکسی پرولین[1] و هیدروکسی لیزین[2] و به مقدار بسیار کم اسیدهای امینه‌ی سولفوردار است. در مهره‌داران عالی، کلاژن تقریباً یک‌سوم پروتئین کل بدن را تشکیل می‌دهد. طرز قرار گرفتن رشته فیبرهای کلاژن برحسب عملکرد آنها متفاوت است. به‌عنوان مثال، در ماهیچه‌های ساق پا فیبرها به‌صورت کلاف‌های موازی قرار می‌گیرند و ساختار محکمی را تشکیل می‌دهند که خاصیت ارتجاعی آن بسیار کم است. ماده‌ی آلی موجود در قرنیه‌ی چشم از کلاژن خالص تشکیل شده است.

کراتین ـ این نوع پروتئین سطوح محافظ خارجی بیشتر مهره‌داران را تشکیل می‌دهد و از مهم‌ترین ترکیب ساختاری مو، ناخن و پشم است. کراتین از رشته‌های بسیار طویل ساخته شده است. استحکام آن به علت مقدار زیادی سیستئین و در نتیجه وجود تعداد زیادی پل‌های دی‌سولفور می‌باشد. در مولکول کراتین، مقدار زیادی تیروزین وجود دارد.

۲. پروتئین‌های کروی

هنگامی که زنجیر پلی‌پپتیدی به علت پیوندهای ضعیف شیمیایی، مانند پیوندهای آب‌گریز و هیدروژنی، بر روی خود خم می‌شود، شکل ساختار پروتئین به‌صورت کروی درمی‌آید. این پروتئین‌ها در محیط آبگونِ حاوی نمک، اسید، آلکالوئید یا الکل محلول‌اند. پروتئین‌ها کروی شامل آنزیم‌ها، بعضی از هورمون‌ها و تعدادی از پروتئین‌های ساختاری و عملکردی هستند. انواع پروتئین‌های کروی عبارت‌اند از:

میوگلوبین ـ پروتئین کروی کوچکی است که محتوی ۱۵۳ اسیدآمینه است. میوگلوبین[3] دارای یک گروه پورفیرین آهن‌دار یا «هِم» همانند هموگلوبین است که می‌تواند در واکنش‌های مبادله‌ی اکسیژن شرکت کند. میوگلوبین در بافت ماهیچه‌ای

1. hydroxyproline
2. hydroxylysine
3. myoglobin

مخطط جانوران دریایی مانند نهنگ، سگ آبی و شیرآبی به مقدار زیاد وجود دارد. رنگ قهوه‌ای تیره‌ی ماهیچه‌ی این جانوران به علت تراکم بیش از حد میوگلوبین در ماهیچه‌های آنهاست.

هموگلوبین ـ هموگلوبین[1] A از دو زنجیر آلفا که هر یک محتوی ۱۴۱ اسیدآمینه و دو زنجیر بتا که هر کدام محتوی ۱۴۶ اسیدآمینه‌اند تشکیل شده و هر یک از این زنجیرها به‌طور غیرکووالانسی، به یک واحد «هِم» متصل است. چهار زنجیر هموگلوبین تقریباً به شکل چهار وجهی با یکدیگر ترکیب می‌شوند (شکل ۲-۶، د).

چند نوع هموگلوبین در نزد انسان سالم وجود دارد که اساسی‌ترین آنها هموگلوبین A یا HbA است. در انسان بالغ، مقدار جزئی هموگلوبین دیگر به‌نام A_2 یا HbA_2 وجود دارد. قبل از تولد، در خون انسان هموگلوبینی به‌نام هموگلوبین جنینی یا HbF یافت می‌شود. به‌علاوه، هموگلوبین دیگری به‌نام هموگلوبین رویانی یا HbE شناخته شده است.

هیستون‌ها ـ هیستون[2]‌ها در هسته‌ی یاخته یافت می‌شوند و چون از تعداد زیادی اسیدهای امینه‌ی بازی تشکیل شده‌اند، لذا دارای خاصیت بازی هستند. پنج نوع هیستون وجود دارد که عبارت‌انداز: H_1، H_2a،H_2b، H_3 و H_4. نقش بیوشیمیایی هیستون‌ها پیوند با DNA و مهارکردن آنهاست. در محیط اسیدی، هیستون‌ها از کروماتین جدا می‌شوند (کروماتین مجموعه‌ای از DNA، هیستون، پروتئین‌های اسیدی، RNA و آنزیم‌های مختلف است). مطالعه‌ی ساختار هیستون‌ها نشان می‌دهد که هیستون‌های جداشده از گونه‌های مختلف جانوری تقریباً دارای ساختار یکسان‌اند، در صورتی که در پروتئین‌های دیگر تفاوت دارند.

پروتامین‌ها ـ پروتامین[3]‌ها دارای خاصیت بازی بوده و همانند هیستون‌ها با اسیدهای نوکلئیک، نوکلئوپروتئین‌ها را تولید می‌کنند.

البومین‌ها ـ البومین[4]‌ها در یاخته‌های مختلف وجود دارند. آلبومین موجود در خون را سرم‌البومین می‌نامند. این پروتئین از یک زنجیر پلی‌پپتیدی ساخته شده است و

---

1. hemoglobin
2. histone
3. protamine
4. albumin

دو نقش مهم دارد: یکی تنظیم فشار اسمزی خون و دیگری نقل و انتقال مولکول‌های کوچک مانند برخی از هورمون‌ها.

گلوبولین‌ها ـ در خون انسان چند نوع گلوبولین[1] وجود دارد که مهم‌ترین آنها آنتی‌کرها (پادتن) هستند.

۳. پروتئین‌های مرکب

پروتئین‌های مرکب یا ترکیبی، علاوه بر بخش پروتئینی دارای یک بخش غیرپروتئینی یا توانایی‌های ویژه‌ای هستند و فعالیت زیستی آنها اغلب مربوط به بخش غیرپروتئینی آنهاست. پروتئین‌های مرکب عبارت‌اند از:

نوکلئوپروتئین‌ها ـ مجموعه‌ای از اسیدهای نوکلئیک و پروتئین‌ها هستند.

لیپوپروتئین‌ها ـ ترکیبی از پروتئین‌ها و لیپیدها هستند و معمولاً در پلاسما و مغز وجود دارند.

گلیکوپروتئین‌ها ـ ترکیبی از قندهای امینی و اسیدی هستند و در دیواره‌ی یاخته‌ای و پلاسما دیده می‌شوند.

فسفوپروتئین‌ها ـ ترکیبات حاوی فسفر هستند و نقش ویژه‌ای دارند.

کروموپروتئین‌ها ـ حاوی یک گروه رنگین‌اند که سبب رنگین شدن پروتئین می‌گردد، مانند هموگلوبین خون و سیتوکروم‌ها.

خودآزمایی ۲-۳

۱. لخته شدن خون مربوط به تغییر و تحول کدام نوع پروتئین است؟ مکانیسم این عمل را به اختصار توضیح دهید.

۲. دو نقش میوزین را تعریف کنید و ارتباط نقش و ساختار آن را توضیح دهید.

۳. میوفیبریل (تارچه‌های ماهیچه‌ای) از چه نوع پروتئین‌هایی تشکیل شده است و نقش آن چیست؟

۴. استحکام کُلاژن به چه دلیل است و از چه نوع پروتئین به‌شمار می‌رود؟

---

1. globulin

۵. چگونه پروتئین ساختار کروی پیدا می‌کند؟ چند پروتئین کروی را نام ببرید.
۶. میوگلوبین از کدام نوع پروتئین است؟ چه ساختاری دارد؟ در کجا یافت می‌شود؟
۷. ساختار و نقش هیستون‌ها را توضیح دهید و انواع آن را نام ببرید.
۸. شباهت‌های هیستون‌ها و پروتامین‌ها را شرح دهید.
۹. دو نقش مهم البومین‌ها را بیان کنید.
۱۰. پروتئین‌های مرکب را با پروتئین‌های ساده مقایسه کنید و انواع آنها را نام ببرید.
۱۱. هموگلوبین چه نوع پروتئینی است؟ ساختار، نقش و محل آن را بیان کنید.

آنزیم‌ها

هر یاخته را می‌توان به‌کارخانه‌ی کوچکی تشبیه کرد که در آن فعالیت‌های زیست شیمیایی متعددی صورت می‌گیرد. نتیجه‌ی این قبیل فعالیت‌ها ساخته شدن مواد آلی مختلفی از قبیل پروتئین، قند یا چربی است (این فرایند را آنابولیسم یا سنتز مواد گویند). بالعکس، همین مواد در داخل یاخته تجزیه شده و تبدیل به مواد ساده‌تری می‌شوند (این فرایند را کاتابولیسم یا تجزیه‌ی مواد گویند) که سرانجام انرژی یاخته را تأمین می‌کنند. این فعالیت‌ها به‌وسیله‌ی آنزیم‌ها در شرایط دمای طبیعی بدن، نیروی یونی کم، فشار کم و شیب ظریفی از PH انجام می‌گیرد.

آنزیم‌ها کاتالیزورهای زیستی هستند. کاتالیزور ماده‌ای است که سبب تسریع واکنش‌های شیمیایی می‌شود، اما خود در این فرایند هیچ‌گونه تغییری حاصل نمی‌کند، لذا می‌تواند دوباره مصرف شود. در غیاب آنزیم‌ها، واکنش‌ها در دماهای بسیار بالا انجام پذیرند. بدیهی است که در چنین دماهایی امکان ادامه‌ی زندگی برای موجود زنده وجود نخواهد داشت. آنزیم‌ها انرژی فعالیت را، که در دسترس بودن آن برای انجام واکنش میان مولکول‌ها لازم است، به میزان قابل توجهی کاهش می‌دهند و از این‌رو واکنش‌ها به‌آسانی صورت می‌گیرند.

آنزیم‌ها از جنس پروتئین‌اند. بیش از هزار نوع آنزیم تاکنون شناخته شده است که بیشتر آنها به‌طور خالص تهیه شده‌اند. آنزیم‌ها یک یا چند جایگاه فعال دارند که

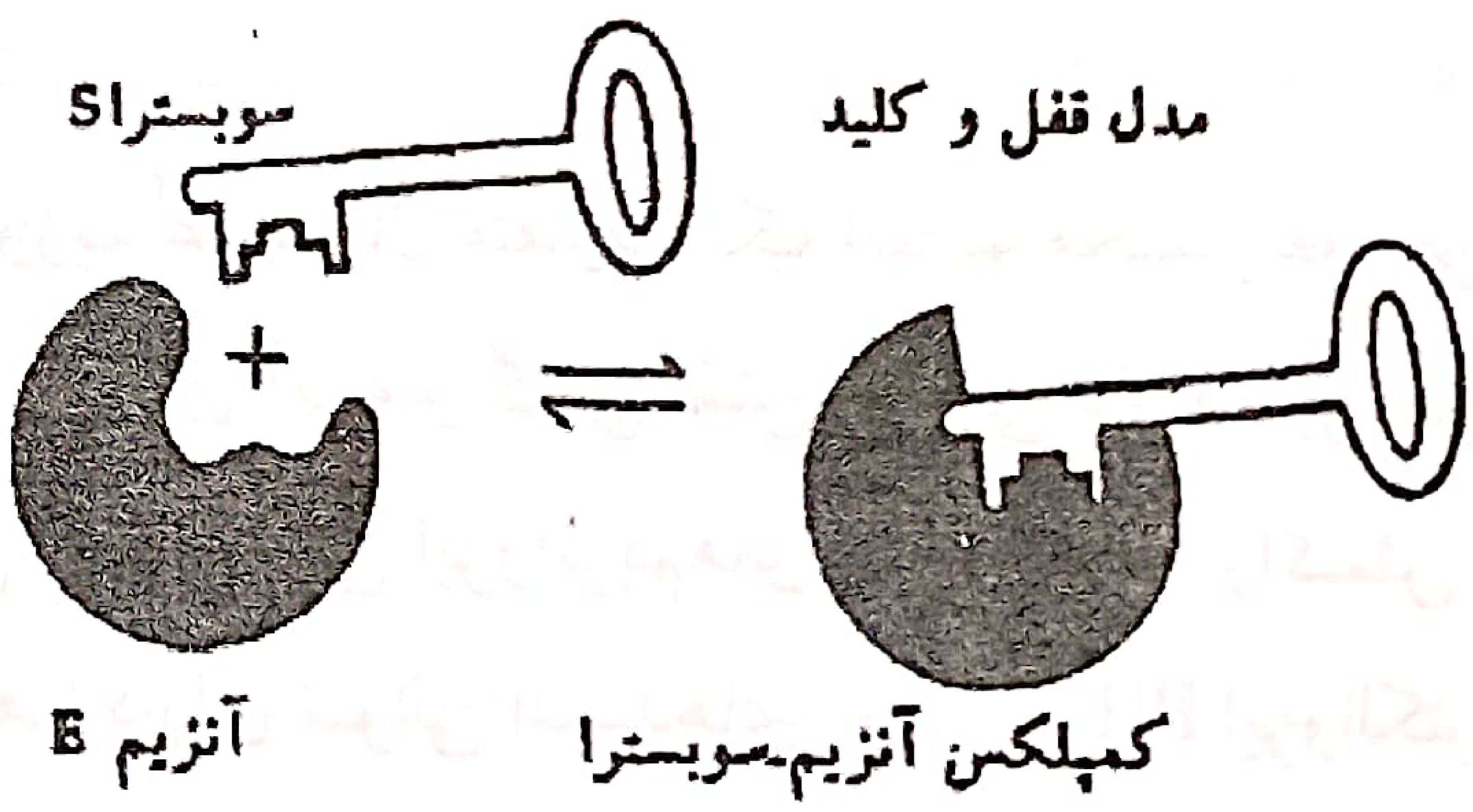
سوبسترا[1] به آن متصل می‌شود و همین جایگاه است که می‌تواند سبب برقراری و یا شکستن یک پیوند در سوبسترا شود. با آنکه بیشتر آنزیم‌ها از نظر ساختار، ویژگی عمل، شکل فضایی و دیگر مشخصات جایگاه فعال با یکدیگر تفاوت دارند، با این حال بیشتر سطوح فعال آنزیم‌ها دارای ویژگی‌های مشابهی به شرح زیرند:

۱. سطح فعال تنها یک محدوده‌ی بسیار جزئی از آنزیم را تشکیل می‌دهد و بقیه‌ی اسیدهای آمینه موجود در یک آنزیم با سوبسترا تماسی ندارند.

۲. سطح فعال دارای شکل فضایی سه‌بعدی است که ممکن است از گروه‌های متفاوت کاتالیزوری تشکیل شده باشد.

۳. ترکیب یک جسم مشخص با سطح فعال بستگی به طرز آرایش اتم‌ها در این جایگاه دارد؛ به عبارت دیگر، سوبسترا باید دارای شکل معینی باشد تا بتواند در سطح فعال جایگزین شود. امیل‌فیشر[2] ترکیب آنزیم و سوبسترا را به کلید و قفل تشبیه کرده است (شکل ۲-۸). زیرا همچنان‌که ساختار کلید مکمل سوراخ قفل است، جایگاه فعال آنزیم نیز از شکل فضایی باید تکمیل‌کننده‌ی سوبسترا باشد. واکنش آنزیم و سوبسترا عموماً برگشت‌پذیر است و به‌صورت زیر نشان داده می‌شود:

$$E + S \rightleftharpoons [ES] \rightleftharpoons E + P$$

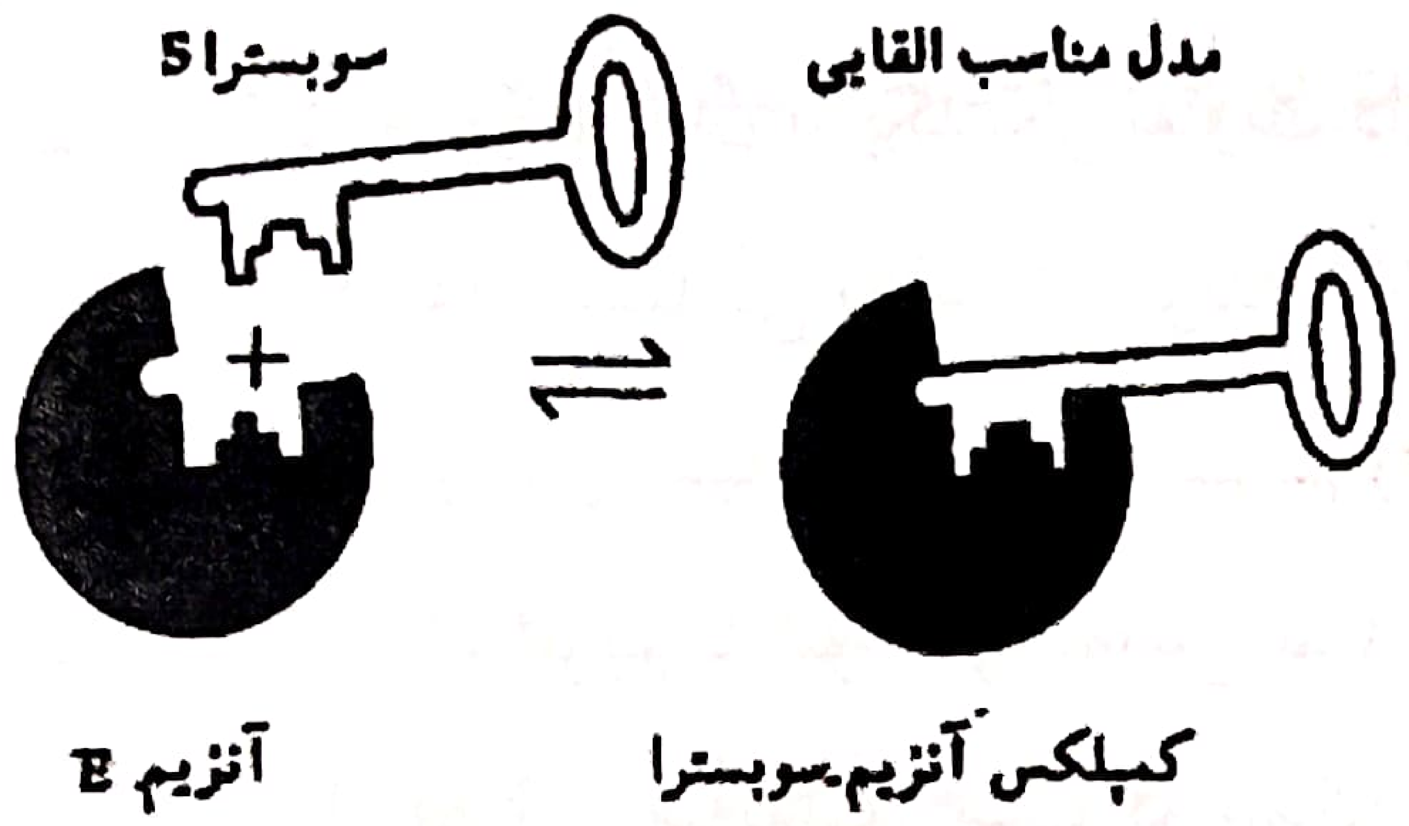


شکل ۲-۸. مدل کلید و قفل برای ترکیب آنزیم و سوبسترا.

ولی با این حال، بررسی‌های اخیر نشان داده است که جایگاه فعال آنزیم شکل معینی ندارد و فقط در هنگام ترکیب یا سوبسترا به شکل مطلوب و یا شکل مکمل

1. substrate
2. Emil Fisher

سوبسترا درمی‌آید. این پدیده «شکل مناسب القایی[1]» نامیده می‌شود (شکل ۲-۹).



شکل ۲-۹. مدل مناسب القایی برای ترکیب آنزیم و سوبسترا

۴. از نظر نوع پیوند، اتصال بین آنزیم و سوبسترا یک نوع اتصال سست و ضعیف است.

۵. جایگاه فعال آنزیم تقریباً فاقد مولکول‌های آب بوده و دارای چندین گروه قطبی است. این گروه‌های قطبی که دارای بار الکتریکی هستند برای اتصال سوبسترا و عمل کاتالیزوری لازم‌اند و عمل ترکیب را تسریع می‌کنند.

ایزوآنزیم‌ها

ایزوآنزیم[2]ها یا ایزوزیم[3]ها اشکال متفاوت یک آنزیم محسوب می‌شوند که تفاوت جزئی در ترکیب اسیدهای آمینه و گاهی نقش تنظیمی دارند. این آنزیم‌ها توسط ژن‌های متفاوت ساخته می‌شوند. تمامی ایزوآنزیم‌های یک آنزیم واکنش یکسانی را کاتالیز می‌کنند. ایزوآنزیم‌ها دارای توالی اسیدهای آمینه و PH ایزوالکتریک[4] متفاوت‌اند، بدین‌جهت می‌توان آنها را به‌وسیله‌ی الکتروفورز[5] از یکدیگر جدا کرد. لاکتیک دهیدروژناز[6] آنزیمی است که سبب تبدیل اسیدلاکتیک به اسید پیرووویک و بالعکس

1. induced - fit
2. isoenzyme
3. isozyme

۴. در pH ایزوالکتریک، بار الکتریکی پروتئین صفر است.

5. electrophoresis
6. Lactic dehydrogenase (LDH)

می‌شود.

$$\text{اسیدلاکتیک} + NAD \underset{}{\overset{LDH}{\rightleftharpoons}} \text{اسیدپیروویک} + NADH + H^{+}$$

تاکنون توانسته‌اند پنج نوع ایزوآنزیم مربوط به این آنزیم را در بافت‌های موش و مهره‌داران دیگر تشخیص دهند. مقدار نسبی این پنج ایزوآنزیم از ویژگی هر بافت و هر مرحله از رشد جنینی است.

کوآنزیم

کوآنزیم[1] عاملی است که وجودش برای اجرای نقش آنزیم به‌عنوان کاتالیزور لازم است. خاصیت کوآنزیم انتقال الکترون‌ها و یون‌ها، نظیر یون هیدروژن و بنیان‌های شیمیایی، از یک مولکول به مولکول دیگر است که یکی از نتایج آن تغییر سطح انرژی مولکول‌ها و آزاد شدن انرژی در درون‌یاخته است. بسیاری از کوآنزیم‌ها، همراه با آنزیم‌های مربوطه به‌نام دهیدروژناز، ناقل اتم‌های هیدروژن از یک ماده به ماده‌ی دیگرند. در هر مرحله‌ای که هیدروژن از یک مولکول هیدروژن‌دهنده (یا اکسید شونده) گرفته می‌شود، یک مولکول گیرنده‌ی هیدروژن (یا احیاشونده) باید وجود داشته باشد تا اتم‌های هیدروژن را تحویل بگیرد. اتم‌های هیدروژن، پس از اینکه چندین دست گشتند، سرانجام با اتم‌های اکسیژن که معمولاً از راه تنفس کسب گردیده‌اند، ترکیب می‌شوند و مولکول‌های آب را تولید می‌کنند. ساختار شیمیایی بسیاری از کوآنزیم‌ها از مشتقات نوکلئوتید به‌شمار می‌آید. در این مشتقات، معمولاً به جای یک باز امید متعلق به یک نوکلئوتید، یکی از ویتامین‌ها جانشین گردیده است. به‌عنوان مثال ریبوفلاوین (ویتامین B2) با مولکول ریبوز اتصال می‌یابد و مولکول «فلاوین ـ آدنین دی‌نوکلئوتید[2]» را می‌سازد که سبب انتقال اتم هیدروژن از یک ماده (به‌عنوان مثال NAD[3]) به ماده‌ی دیگر (مانند سیتوکروم) می‌شود. NAD کوآنزیم دیگری است که اتم‌های هیدروژن را از ماده‌ی غذایی می‌گیرد و به FAD تحویل می‌دهد. بدین‌سان، انتقال مرحله‌ای اتم‌های

---

1. coenzyme
2. Flavin – Adenine – Dinucleotide (FAD)
3. Nicotinamide – Adenine – Dinucleotide (NAD)

هیدروژن، الکترون‌ها و یا اتم‌ها و بنیان‌های شیمیایی، از سوختن ناگهانی مولکول‌ها جلوگیری می‌کند و ضمن اینکه متناسب با احتیاج یاخته یا موجود زنده مقداری انرژی آزاد می‌شود، از هدر رفتن بی‌نتیجه‌ی آن جلوگیری می‌گردد.

خودآزمایی ۲-۴

۱. مفهوم واژه‌ی کاتالیزور چیست؟
۲. چگونه آنزیم سبب سهولت واکنش می‌شود؟ توضیح دهید.
۳. انرژی فعالیت را تعریف کنید.
۴. جایگاه فعال آنزیم چه بخشی است؟
۵. ویژگی‌های جایگاه فعال آنزیم را شرح دهید.
۶. دو مدل قفل و کلید، و القایی را برای آنزیم با هم مقایسه کنید.
۷. ایزوآنزیم را با ذکر یک مثال تعریف کنید.
۸. کوآنزیم را با ذکر مثال تعریف کنید.

کربوهیدرات‌ها

کربوهیدرات[1]ها از کربن، هیدروژن و اکسیژن تشکیل شده‌اند و منشأ نیرو برای جانوران و گیاهان محسوب می‌شوند. در یاخته‌های گیاهی، ماده‌ی مهم دیواره‌ی یاخته از جنس سلولوز است که از کربوهیدرات‌ها به‌شمار می‌رود و نشاسته از ترکیبات مهم آنهاست. گیاهان سبز توانایی ساختن انواع کربوهیدرات‌ها را دارند و این مواد را به کمک کلروفیل خود، با بهره‌گیری از انرژی نور خورشید، از ترکیب دی‌اکسیدکربن و آب (فتوسنتز) می‌سازند. در بافت‌های جانوری، تعداد کربوهیدرات‌ها کمتر است و مهم‌ترین آنها عبارت‌اند از: گلوکوز، گالاکتوز، گلیکوژن و قندهای امینه.

کربوهیدرات‌ها به سه دسته تقسیم می‌شوند: مونوساکارید[2]ها، دی‌ساکارید[3]ها و پلی‌ساکارید[4]ها. دو ترکیب اول که معمولاً به‌نام قند خوانده می‌شوند، در آب به‌خوبی

---

1. carbohydrate
2. monosaccharide
3. disaccharide
4. polysaccharide

محلول بوده و قابل متبلور شدن هستند و به‌آسانی دیالیز می‌گردند. از سوی دیگر، پلی‌ساکاریدها در آب محلول کلوئیدی تولید می‌کنند که قابل دیالیز شدن نبوده و متبلور نمی‌شوند.

مونوساکاریدها

فرمول خام این قندها عبارت است از $C_n(H_2O)_n$. این قندها، که براساس تعداد کربن دسته‌بندی شده‌اند، عبارت‌اند از: تری‌اوزها، پنتوزها، هگزوزها و هپتوزها. مونوساکاریدهای بالاتر را که شامل هشت تا ده اتم کربن هستند می‌توان در آزمایشگاه تهیه کرد ولی ترکیبات قندی که از هفت اتم کربن بیشتر داشته باشد، در طبیعت پیدا نمی‌شوند. از مونوساکاریدهای مهم در یاخته، پنتوزها و هگزوزها هستند. ریبوز و دزوکسی‌ریبوز در مولکول‌های اسیدهای نوکلئیک یافت می‌شوند، گلوکوز،که قند شش کربنی است، منشأ مهم انرژی یاخته‌ای محسوب می‌گردد.

دی‌ساکاریدها

دی‌ساکاریدها دارای فرمول خام $C_{12}H_{22}O_{11}$ هستند که از ترکیب دو مولکول مونوساکارید با از دست دادن یک مولکول آب حاصل می‌شوند. مهم‌ترین ترکیبات این دسته سوکروز و مالتوز هستند که در گیاهان وجود دارند و لاکتوز که در جانوران یافت می‌شود.

پلی‌ساکاریدها

پلی‌ساکاریدها به دو صورت ساده و مرکب وجود دارند.

پلی‌ساکاریدهای ساده ـ این نوع پلی‌ساکاریدها در نتیجه‌ی ترکیب تعداد زیادی مونوساکارید با از دست دادن مولکول‌های آب حاصل شده‌اند. فرمول آنها $(C_6H_{10}O_5)_n$ است و در اثر هیدرولیز، قندهای ساده تولید می‌کنند. گلیکوژن و سلولوز از مهم‌ترین پلی‌ساکاریدها محسوب می‌شوند. نشاسته و گلیکوژن به‌ترتیب در یاخته‌های گیاهی و جانوری ذخیره می‌شوند. سلولوز مهم‌ترین ترکیب ساختاری دیواره‌ی یاخته‌ی گیاهی است.

نشاسته ـ نشاسته در گیاهان کلروفیل‌دار از ترکیب دی‌اکسیدکربن و آب در نتیجه عمل فتوسنتز در حضور نور ساخته می‌شود. نشاسته مخلوطی از دو مولکول پلیمر دراز است: یکی آمیلوز که زنجیره‌ای و دیگری آمیلوپکتین که شاخه‌ای است. گلوکوز واحد تشکیل‌دهنده‌ی آمیلوز و آمیلوپکتین است. آمیلوز بالوگل رنگ آبی تولید می‌کند درحالی‌که آمیلوپکتین به رنگ قرمز درمی‌آید.

گلیکوژن ـ گلیکوژن[1] را می‌توان به‌عنوان نشاسته‌ی جانوری شناخت. گلیکوژن پلیمری است که در ترکیب آن تعداد زیادی مولکول گلوکوز وجود دارد، از این‌رو ذخیره‌ی بزرگ نیرو در یاخته‌های جانوری است. گلیکوژن در بافت‌ها و اندام‌های مختلف بدن یافت می‌شود، ولی قسمت اعظم آن در بافت‌های کبدی و ماهیچه‌ای موجود است. گلیکوژن به‌صورت محلول کلوئیدی در سیتوپلاسم وجود دارد، بنابراین در یاخته‌ی زنده قابل رؤیت نیست ولی با ثابت کردن بافت، گلیکوژن رسوب می‌کند و به‌صورت دانه‌های ریزی درمی‌آید.

سلولز ـ سلولز[2] پلی‌ساکارید مهم دیگری است که قسمت اعظم ساختار دیواره‌ی یاخته‌ی گیاهان را تشکیل می‌دهد و برای ساختن اسکلت گیاهان و ایجاد مقاومت در آنها به‌کار می‌رود. سلولز از واحدهایی به‌نام سلوبیوز[3] ساخته شده که یک دی‌ساکارید ایزومر مالتوز است و در اثر هیدرولیز شکسته می‌شود و گلوکوز تولید می‌کند.

پلی‌ساکاریدهای مرکب ـ علاوه بر پلی‌ساکاریدهایی که ازمونومر هگزوز تشکیل شده‌اند و شرح آن گذشت، مولکول‌های بسیار دراز و پیچیده‌تری وجود دارند که محتوی امینونیتروژن هستند و می‌توانند و استیل تبدیل شوند (استیل گلوکوزامین) یا جایگزین اسید سولفوریک یا اسید فسفریک گردند. این پلی‌ساکاریدها ممکن است به‌طور آزاد یا ترکیب با پروتئین یا لیپید وجود داشته باشند. مهم‌ترین آنها عبارت‌اند از:

۱. **پلی‌ساکاریدهای خنثی ـ** که فقط محتوی استیل گلوکوزامین هستند مانند

---

1. glycogen
2. cellulose
3. cellobiose

کیتین[1]، یعنی ماده‌ی نگه‌دارنده‌ای که در پوشش بدن حشرات و سخت‌پوستان وجود دارد.

۲. موکوپلی‌ساکاریدهای اسیدی ـ که محتوی اسید سولفوریک یا اسیدهای دیگر در مولکول‌اند. این مولکول‌ها به‌شدت بازدوست‌اند. موادی مانند: هپارین[2] (ماده‌ی ضدانعقاد)، سولفات کندراتین[3] موجود در غضروف، پوست، قرنیه، بندناف، و اسید هیالورنیک[4] موجود در پوست و بافت‌های دیگر جانوران در این گروه قرار دارند.

۳. گلیکوپروتئین‌ها ـ گلیکوپروتئین[5]‌ها از ترکیب یک پروتئین و یک گروه یا گروه‌هایی از هیدرات‌های کربن به‌وجود آمده‌اند و به دو گروه گلیکوپروتئین‌های یاخته‌ای و ترشحی تقسیم می‌شوند. گلیکوپروتئین‌های یاخته‌ای غالباً در غشای یاخته‌ای جای دارند و بخش کربوهیدرات آن به طرف خارج یاخته است.

بیشتر پروتئین‌های مترشحه، گلیکوپروتئین‌ها هستند که به‌وسیله‌ی یاخته‌های مختلف تولید می‌شوند: گلیکوپروتئین سرم (سروالبومین‌ها[6])،به‌وسیله‌ی جگر؛ تیروگلوبولین[7]، به‌وسیله‌ی غده تیروئید؛ ایمونوگلوبولین[8]، به‌وسیله‌ی یاخته‌های پلاسما؛ اُوالبومین[9]، به‌وسیله‌ی اویدوکت مرغ؛ ریبونوکلئاز و دزوکسی ریبونوکلئاز، به‌وسیله‌ی لوزالمعده تولید می‌شوند.

خودآزمایی ۲–۵

۱. ریبوز و دزوکسی ریبوز جزء کدام گروه از قندها هستند؟

۲. دی‌ساکاریدها چگونه به‌وجود می‌آیند؟ چند نمونه از آنها را نام ببرید.

۳. پلی‌ساکاریدهای ساده و مرکب را باهم مقایسه کنید.

۴. چرا گلیکوژن ذخیره‌ی بزرگ نیرو در یاخته‌های جانوری است؟

۵. گلیکوپروتئین‌ها به چند گروه تقسیم می‌شوند؟ توضیح دهید.

---

1. chitin
2. heparin
3. Chondroitin sulfte
4. hyaluronic acid
5. glycoprotein
6. seroalbumins
7. thyrogloblin
8. immunoglobulin
9. ovalbumin

لیپیدها (چربی‌ها)

لیپیدها مواد طبیعی بافت‌های جانوری و گیاهی هستند و از ترکیب الکل با اسیدهای آلی که دارای کربن زیاد هستند به‌وجود می‌آیند. از ویژگی این ترکیبات نامحلول بودن در آب و محلول بودن در حلال‌های آلی نظیر کلروفرم، اتر و بنزن است. بعضی از لیپیدها در ساختار غشای یاخته‌ای شرکت دارند و تجمع آنها در زیر پوست و اطراف احشاء لایه‌ی محافظی را در برابر دما و ضربه به‌وجود می‌آورد. لیپیدها به علت دارا بودن زنجیر دراز هیدروکربنی غیرحلقوی یا حلقه‌های بنزنی، غیرقطبی و «آب‌گریز[1]» هستند.

طبقه‌بندی لیپیدها

لیپیدها را به دو گروه لیپیدهای ساده و مرکب تقسیم می‌کنند.

۱. لیپیدهای ساده

این مواد از ترکیب الکل و اسید چرب به‌وجود می‌آیند و شامل سه گروه فرعی زیرند:

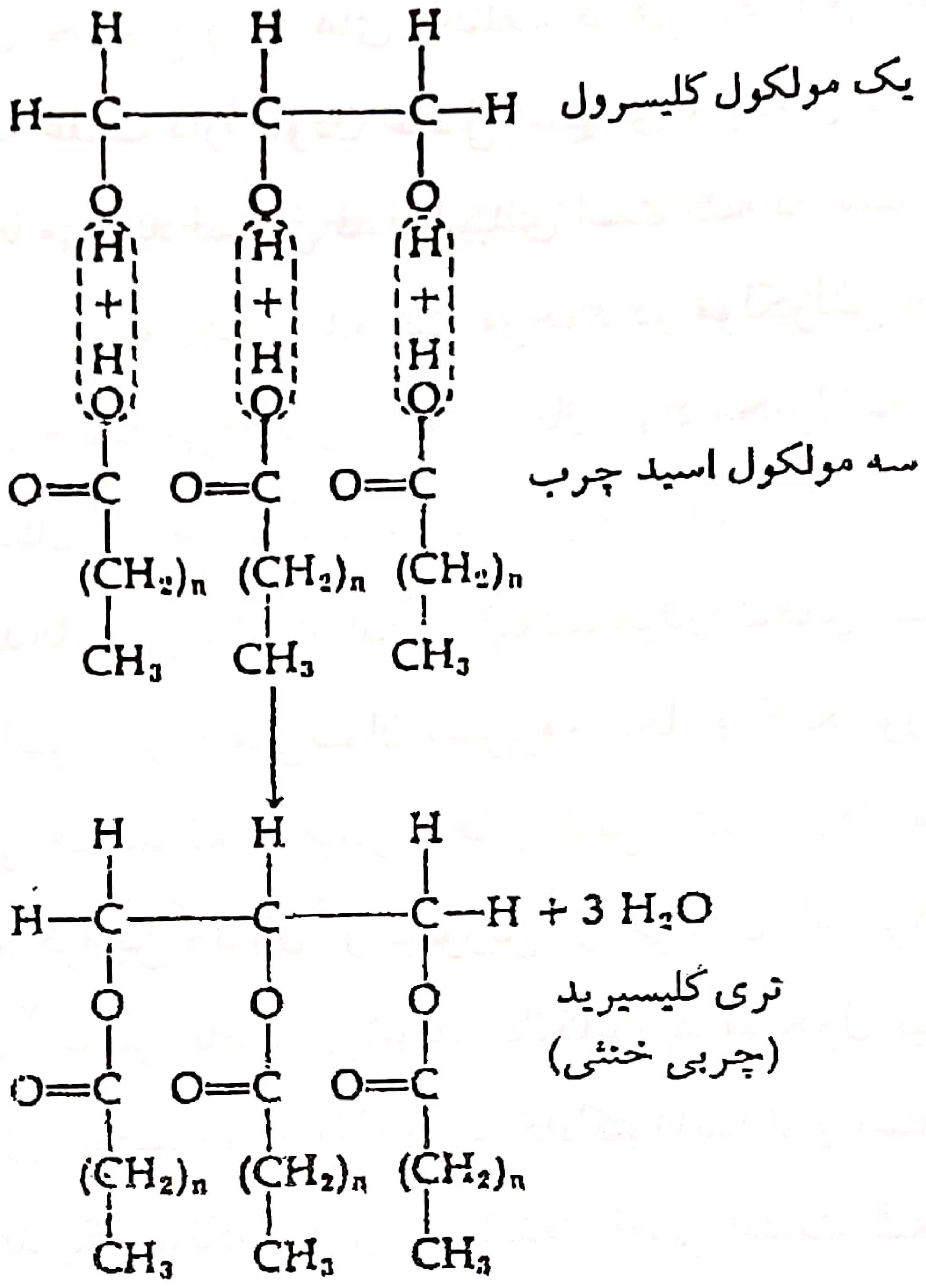
الف) گلیسیریدها ـ بیشتر چربی‌های یاخته‌های جانوری و گیاهی از گلیسیریدها تشکیل می‌دهند. الکل ساختاری آنها گلیسرول است، مانند تری‌گلیسیریدها که از ترکیب یک مولکول گلیسرول و سه مولکول اسید چرب به‌وجود آمده‌اند. (شکل ۲-۱۰) اسیدهای چرب دارای زنجیر هیدروکربن دراز به فرمول عمومی $CH_3-(CH_2)_n-COOH$ هستند. تعداد کربن‌های اسیدهای چرب، به‌جز چند مورد استثنایی، زوج است؛ زیرا از دو واحد کربنی استیل ساخته شده‌اند.

ب) موم‌ها ـ موم تهیه شده توسط زنبور عسل و همچنین کپسول بعضی از میکروب‌ها مانند باسیل سل جزو این دسته از چربی‌ها محسوب می‌شوند. این مواد سبب افزایش مقاومت موجود در برابر عوامل شیمیایی می‌گردند.

ج) استروئیدها ـ استروئیدها شامل ترکیباتی از قبیل هورمون‌های جنسی، هورمون‌های غدد فوق‌کلیوی، ویتامین D، اسیدهای صفراوی و غیره هستند. الکل در این ترکیبات حلقوی است و خواص این گروه مربوط به الکل آنها، یعنی استرول، است.

---

1. hydrophobic



شکل ۲-۱۰. طرز تشکیل تری‌گلیسریدها

کلسترول یکی از استرول‌هایی است که در طبیعت فراوان دیده می‌شود. این ماده در کلیه‌ی بافت‌های جانوری، به‌ویژه در بافت‌های مغزی، غدد فوق‌کلیوی، جسم زردِ تخمدان و زرده‌ی تخم‌مرغ وجود دارد و یکی از عناصر تشکیل‌دهنده‌ی صفراست.

۲. لیپیدهای مرکب

از هیدرولیز این نوع لیپیدها، الکل، اسید آلی و ترکیب دیگری به‌وجود می‌آید ترکیبات مهم این گروه عبارت‌اند از:

الف) فسفولیپیدها ــ در این ترکیبات دو عامل هیدروکسیل گلیسرول توسط دو اسید چرب و عامل سوم توسط یک مولکول اسیدفسفریک استریفیه شده است (استر ترکیبی از یک الکل و یک اسید است). فسفولیپیدها در بافت‌های گوناگون از

قبیل مغز، کبد، زرده‌ی تخم‌مرغ و دانه‌های مختلف گیاهی یافت می‌شوند.

فسفولیپیدها به علت دارا بودن عامل اسیدی و بازی در فیزیولوژی یاخته نقش‌های مهمی را ایفا می‌کنند لیستین فسفولیپیدی است که در ساختار غشای یاخته شرکت دارد و به علت مولکول‌های آبدوست موجود در مولکولش ارتباط بین محیط داخلی یاخته را با خارج نگه می‌دارد و در عین حال مواد محلول در چربی را در خود حل کرده و به آنها امکان می‌دهد تا به درون‌یاخته راه یابند.

ب) گلیکولیپیدها ـ در ساختار این ترکیبات، هیدرات‌های کربن وجود دارد. از مهم‌ترین ترکیبات این گروه می‌توان سربروزیدها[1] و گانگلیوزیدها[2] را نام برد. سربروزیدها لیپیدهایی هستند که به هیدرات‌های کربن نیتروژن‌دار متصل شده‌اند. از جمله‌ی این ترکیبات، کرازین[3]، نروُن[4] و فرنوزین[5] را می‌توان نام برد. این ترکیبات در پوشش میلین[6] نورون[7] عصبی یافت می‌شوند. گانگلیوزید مولکول پیچیده‌ای است که از اسفنگوزین[8]، اسیدهای چرب، قندها (لاکتوز و گالاکتوزامین)، و اسید نورامینیک تشکیل شده است. گانگلیوزید یک مولکول دراز و به‌شدت قطبی است که در غشای یاخته، به‌ویژه در یاخته‌های عصبی (ماده‌ی خاکستری مغز) زیاد دیده می‌شود و نقش احتمالی آن به‌عنوان گیرنده‌های ذرات ویروسی، و تأثیر آنها در انتقال یون در عرض غشاهاست. چون گانگلیوزیدها به‌ویژه در انتهای رشته‌های عصبی به میزان قابل توجهی یافت می‌شوند، به نظر می‌رسد که این گروه از چربی‌ها در انتقال امواج عصبی نقش ویژه‌ای را به عهده دارند.

خودآزمایی ۲-۶

۱. چه موادی در تشکیل لیپیدها دخالت دارند؟

۲. چرا لیپیدها آب‌گریزند؟ و در چه شرایطی آب دوست می‌شوند؟

---

1. cerebrosides
2. gangliosides
3. kerasin
4. nervon
5. phrenosin
6. myelin
7. neuron
8. sphigosine

۳. لیپیدهای ساده را تعریف کنید و انواع آنها را نام ببرید.
۴. لیپیدهای زیر جزء گروه و کدام نوع از لیپیدها به‌شمار می‌روند؟
هورمون‌های جنسی، هورمون‌های غدد فوق کلیوی، لسیتین، سِربروزید و گانگلیوزید.
۵. نقش لسیتین در ساختار غشای یاخته چیست؟
۶. گانگلیوزیدها بیشتر در چه نوع یاخته‌هایی یافت می‌شوند و چه نقشی را ایفا می‌کنند؟
۷. لیپیدهای مرکب را تعریف کنید و انواع آنها را نام ببرید.

اسیدهای نوکلئیک

اسیدهای نوکلئیک ماکرومولکول‌هایی هستند که از نظر زیستی از اهمیت ویژه‌ای برخوردارند. همه‌ی موجودات زنده دارای اسیدهای نوکلئیک به شکل اسیددزوکسی ریبونوکلئیک (DNA) و اسید ریبونوکلئیک (RNA) هستند. بعضی ویروس‌ها ممکن است فقط RNA داشته باشند، درحالی‌که ویروس‌های دیگر فقط DNA دارند.

DNA منبع اصلی اطلاعات ژنتیکی است. این اطلاعات که به‌وسیله‌ی نسخه‌برداری به‌صورت RNA منتقل می‌شوند در سنتز پروتئین به‌کار می‌روند. در حقیقت نظریه‌ی مرکزی زیست‌شناسی مدرن به‌صورت زیر خلاصه می‌شود:

$$\text{DNA} \rightarrow \text{RNA} \rightarrow \text{پروتئین}$$

در یاخته‌های واجد هسته‌ی حقیقی، DNA به‌عنوان بخشی از کروموزوم است و غالباً در هسته قرار دارد و مقدار کمی از آن در میتوکندری و کلروپلاست یافت می‌شود. RNA در هسته (محلی که آن ساخته می‌شود) و سیتوپلاسم (جایی که سنتز پروتئین صورت می‌گیرد) وجود دارد.

ساختار اسیدهای نوکلئیک

اسیدهای نوکلئیک از تکرار واحدهایی به‌نام نوکلئوتید به‌وجود می‌آیند. هر واحد

نوکلئوتید از یک باز نیتروژن‌دار، یک قند پنج‌کربنی و یک یا چند مولکول فسفات تشکیل شده است. برای درک ساختار اسیدهای نوکلئیک بهتر است ابتدا هر یک از اجزاء متشکله یک واحد نوکلئوتید را جداگانه مورد بررسی قرار دهیم و سپس به شرح چگونگی پیوند این مولکول‌ها به یکدیگر و ایجاد یک واحد نوکلئوتید بپردازیم و در پایان چگونگی اتصال واحدهای نوکلئوتید و تشکیل یک مولکول اسید نوکلئیک را شرح دهیم.

بازهای نیتروژن‌دار ـ بازهای نیتروژن‌داری که در ساختار نوکلئوتیدها به‌کار می‌روند بر دو نوع‌اند:

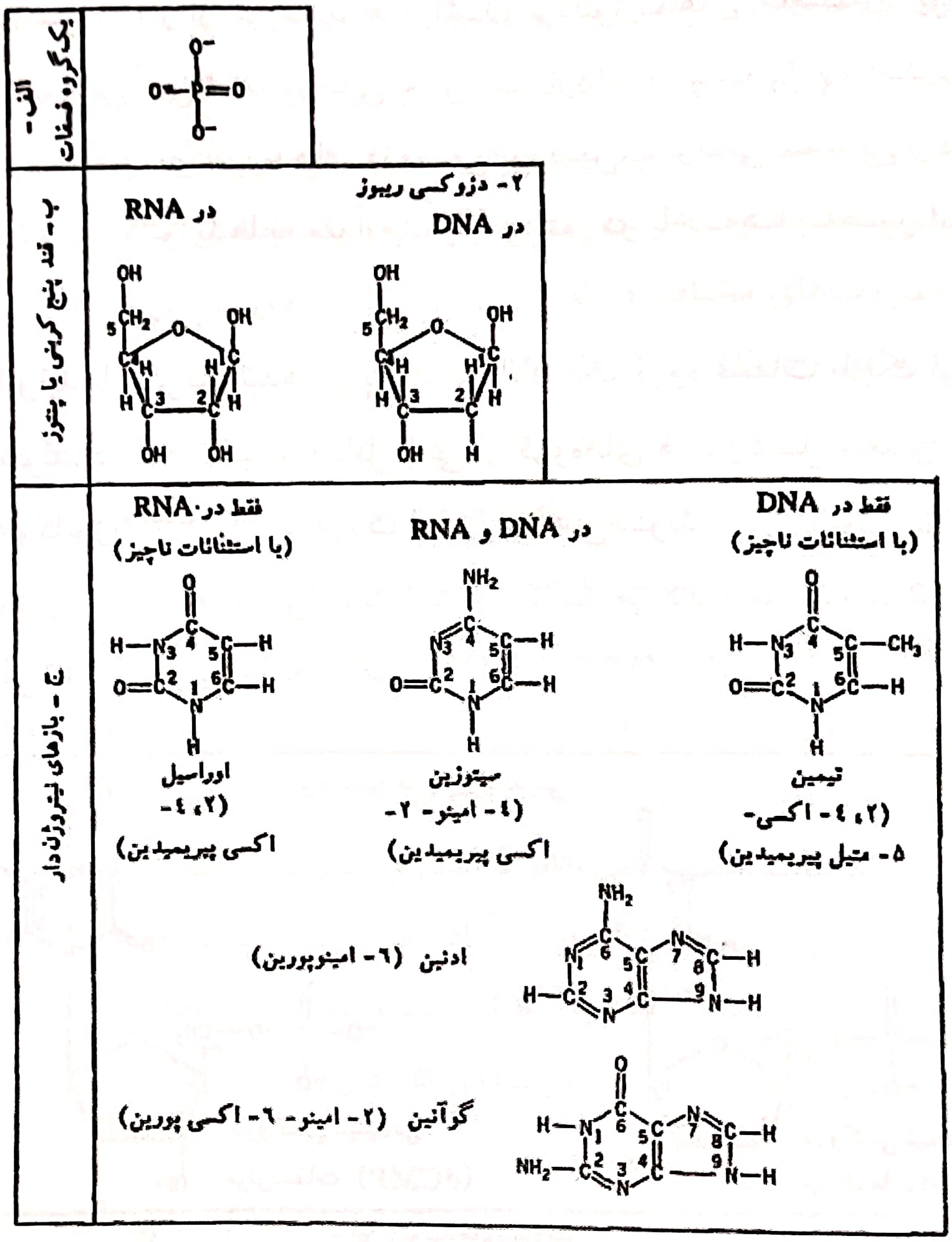
گروه اول، پیریمیدین[1]ها هستند که یک بخش ناجور حلقه‌ی[2] منفرد دارند. یوراسیل[3] و سیتوزین[4] از بازهای اصلی این گروه‌اند که در ساختار اسید ریبونوکلئیک یا RNA به‌کار می‌روند و تیمین[5] نیز از جمله همین گروه است که فقط در ساختار اسید دزوکسی ریبونوکلئیک یا DNA یافت می‌شود (شکل ۲-۱۲). برخی از بازهای متیل‌دار مانند ۵- متیل سیتوزین و سایر مشتقات پیریمیدین نیز گاهی در ساختار اسیدهای نوکلئیک مشاهده می‌شوند.

گروه دوم، بازهای پورین هستند که دارای دو حلقه‌ی متصل به یکدیگرند. ادنین[6] و گوانین[7] از بازهای اصلی این گروه‌اند که در ساختار RNA و DNA هر دو به‌کار می‌روند (شکل ۲ـ۱۱).

قندهای پنج کربنی ـ قندهای پنج‌کربنی یا پنتوز بر دو نوع‌اند: ریبوز در RNA و دزوکسی ریبوز در DNA یافت می‌شود. تنها تفاوت این دو قند این است که در دزوکسی ریبوز یک اتم اکسیژن کمتر وجود دارد (شکل ۲-۱۲). با استفاده از روش رنگ‌آمیزی فولگن[8]، که واکنش سیتوشیمیایی ویژه‌ی دزوکسی ریبوز است، می‌توان DNA را زیر میکروسکوپ مشاهده کرد.

---

1. primidine
2. heterocyclic
3. uracil
4. cytosine
5. thymine
6. adenine
7. guanine
8. feulgen



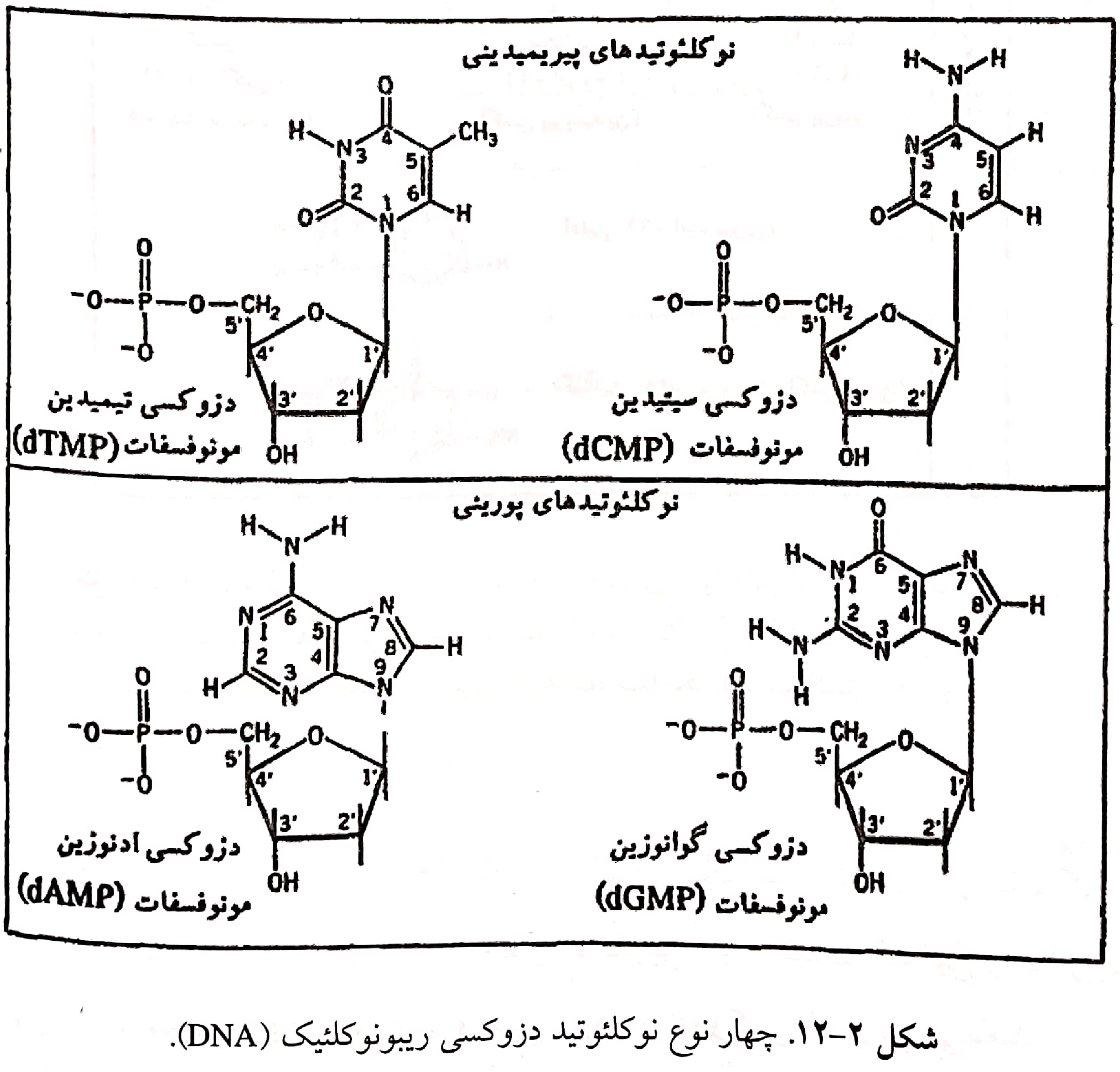
شکل ۲ـ۱۱. فرمول ساختاری اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی اسیدهای نوکلئیک: اسید نوکلئیک از تکرار واحدهایی به‌نام نوکلئوتید تشکیل شده است. هر نوکلئوتید شامل سه جزء است که عبارت‌اند از: الف) یک گروه فسفات، ب) یک قند پنج‌کربنی یا پنتوز، ج) باز نیتروژن‌دار.

نوکلئوزیدها ـ نوکلئوزید[1]ها حاصل ترکیب یک باز نیتروژن‌دار با یک قند پنج‌کربنی هستند. ترکیب آدنین را با ریبوز، ادنوزین[2]؛ و ترکیب گوانین را با ریبوز، گوآنوزین[3]؛ و مجموعه‌ی آدنین و دزوکسی ریبوز را دزوکسی ادنوزین می‌نامند.

1. nucleoside
2. adenosine
3. guanosine

اگر بازنیتروژن‌دار از پیریمیدین‌ها باشد، نوکلئوزیدهای حاصله را یوریدین[1]، سیتیدین[2] و تیمیدین[3] می‌نامند. درحالی‌که ترکیب بازهای پیریمیدین با قند دزوکسی ریبوز منجر به تشکیل نوکلئوزیدهای دزوکسی پوریدین، دزوکسی سیتیدین و دزوکسی تیمیدین می‌شود. نوکلئوزیدها به مقدار بسیار جزئی در یاخته‌ها به‌طور آزاد یافت می‌شوند.

نوکلئوتیدها ـ نوکلئوتیدها از پیوند کووالان یک گروه فسفات با یک نوکلئوزید حاصل می‌شوند. در این ترکیب حداقل یکی از گروه‌های هیدروکسیل متعلق به پنتوز موجود در نوکلئوزید با اسید فسفریک استریفیه می‌شوند و در غالب موارد کربن شماره‌ی ۵ پنتوز است که در این پیوند استری شرکت می‌کند و نوکلئوزید ۵ فسفات و یا به‌طور کلی َ۵- نوکلئوتید را تولید می‌کند (شکل ۲-۱۲).



شکل ۲-۱۲. چهار نوع نوکلئوتید دزوکسی ریبونوکلئیک (DNA).

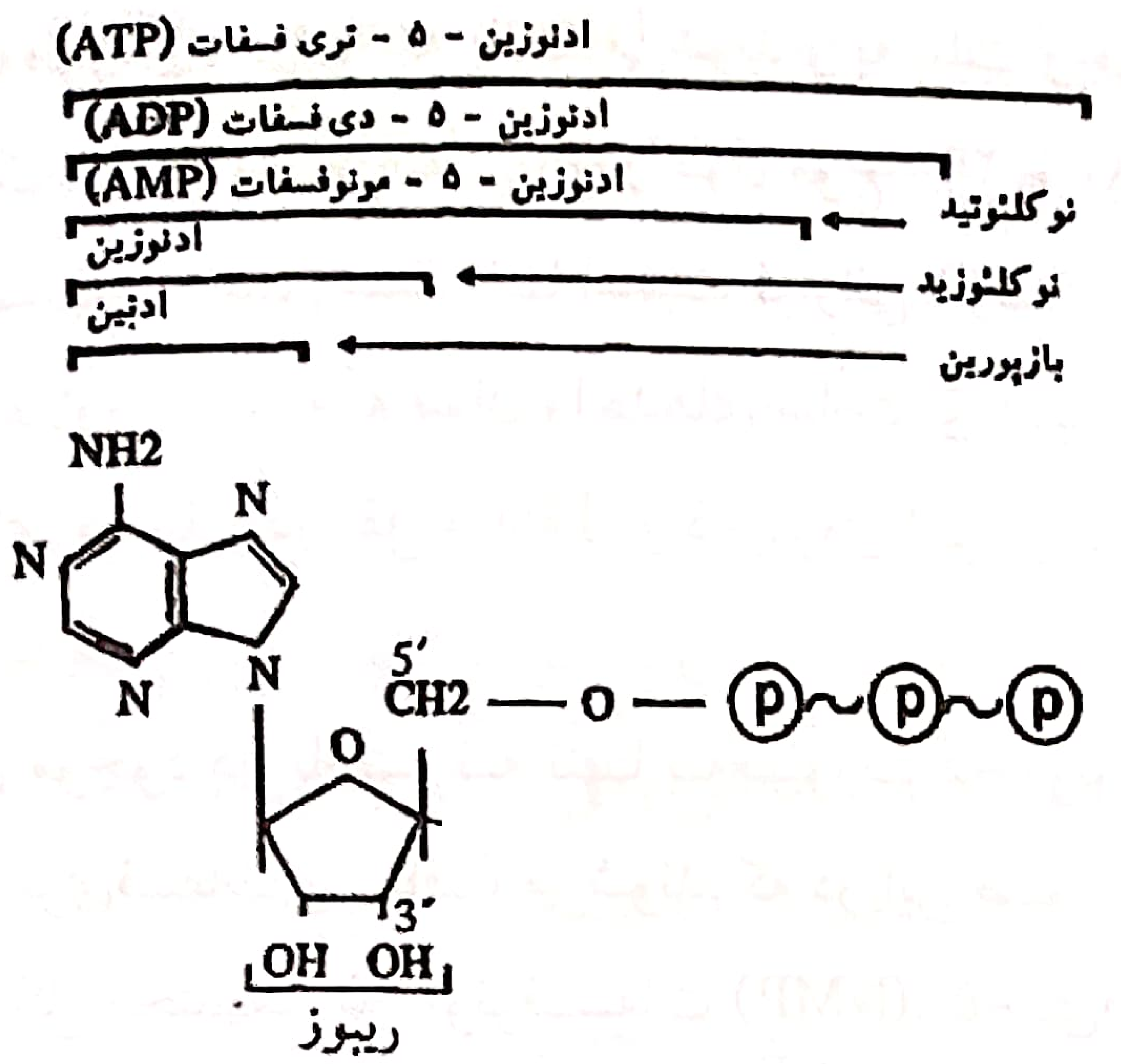
1. uridine
2. cytidine
3. thymidine

نوکلئوتیدها به‌طور آزاد در یاخته یافت می‌شوند و به علت وجود حلقه‌ی پورین یا پیریمیدین در مولکول آنها، نور فرابنفش را در طول موج ۲۶۰ تا ۲۸۰ نانومتر جذب می‌کنند، که این خاصیت در تعیین مقدار آنها اهمیت فراوانی دارد.

نوکلئوتیدها، علاوه بر اینکه به‌عنوان واحدهای ساختاری اسیدهای نوکلئیک عمل می‌کنند، به‌صورت‌های مختلف در نقل و انتقال و ذخیره‌ی انرژی یاخته‌ای نیز نقش حساسی را به عهده دارند.

نوکلئوتیدهای موجود در یاخته نه تنها به‌صورت ́۵- مونوفسفات بلکه به شکل‌های ́۵- دی و تری‌فسفات نیز یافت می‌شوند. که در این صورت برای هر نوع نوکلئوتید سه شکل مختلف ۵- مونوفسفات (NMP)، ́۵- دی‌فسفات (NDP) و ́۵- تری‌فسفات (NTP) خواهیم داشت. در نوکلئوتیدهای دی و تری‌فسفات، گروه‌های فسفات دیگر به گروه فسفات متصل به اتم شماره‌ی ۵ مرتبط‌اند. اگر دو فسفات وجود داشته باشد، نوکلئوتید را ́۵- دی‌فسفات و اگر سه فسفات متصل باشند، نوکلئوتید را ́۵- تری‌فسفات می‌نامند. نوکلئوتیدهای ́۵- دی و تری‌فسفات از مواد اسیدی قوی محسوب می‌شوند و گروه اسید فسفریک آزاد آنها می‌تواند با یون‌های دو ظرفیتی که دارای بار مثبت باشند، مانند Mg^{2+} و Ca^{2+}، ترکیب شود. چون غلظت یون Mg^{2+} نیز در سیتوپلاسم یاخته‌ای زیاد است، نوکلئوزیدهای ́۵- دی و تری‌فسفات در یاخته به‌صورت مجموعه و ترکیبی با این یون یافت می‌شوند.

مهم‌ترین نوکلئوتید فسفات‌ها، آدنوزین -́۵- تری‌فسفات است که معمولاً آن را به‌صورت ATP می‌نویسند. این مولکول می‌تواند مقدار زیادی انرژی در خود ذخیره سازد و به هنگام ضرورت این انرژی را آزاد کند تا در واکنش‌های بیوشیمیایی مورد استفاده قرار گیرند. چنانکه در شکل ۲-۱۳ ملاحظه می‌کنید، انرژی در دو پیوند انتهای فسفات ذخیره شده است. هنگامی که یاخته به مقداری انرژی نیاز داشته باشد، این ترکیب را به ادنوزین دی‌فسفات (ADP) تبدیل می‌کند و با آزاد سازی یک گروه فسفات، مقدار انرژی موجود در پیوند مربوط به آن را به‌دست می‌آورد. هنگامی که یاخته بخواهد انرژیی را که احتمالاً از شکستن مولکول‌های غذا حاصل می‌شود. ذخیره سازد، عکس واکنش‌های فوق را انجام می‌دهد و یک گروه فسفات را به یک مولکول ADP می‌چسباند و در همان حال، انرژی را در پیوند مربوط به همین گروه فسفات ذخیره می‌کند.



شکل ۲-۱۳. ساختار ادنوزین تری‌فسفات. به دو پیوند پرانرژی فسفات توجه کنید.

پلی‌نوکلئوتیدها ـ در پلی‌نوکلئوتیدها، منومرهای (نوکلئوتیدها) به‌وسیله‌ی پیوندهای فسفودی‌استری به یکدیگر متصل شده‌اند. این پیوندها میان کربن‌های شماره‌ی ´۳ یک قند و شماره‌ی ´۵ قند دیگر به‌وجود می‌آیند. بدین‌سان ستون فقرات اسیدهای نوکلئیک را تناوبی از قندهای پنتوز و فسفات‌ها تشکیل می‌دهد و بازهای نیتروژن‌دار به‌طور قائم نسبت به این ستون قرار می‌گیرند و به مولکول‌های قند متصل‌اند. بدین‌ترتیب ده‌ها، صدها و هزارها نوکلئوتید به هم مرتبط می‌شوند تا پلی‌نوکلئوتیدهای سازنده‌ی مولکول‌های DNA و RNA را پدید آورند. (شکل ۲-۱۴).

خودآزمایی ۲-۷

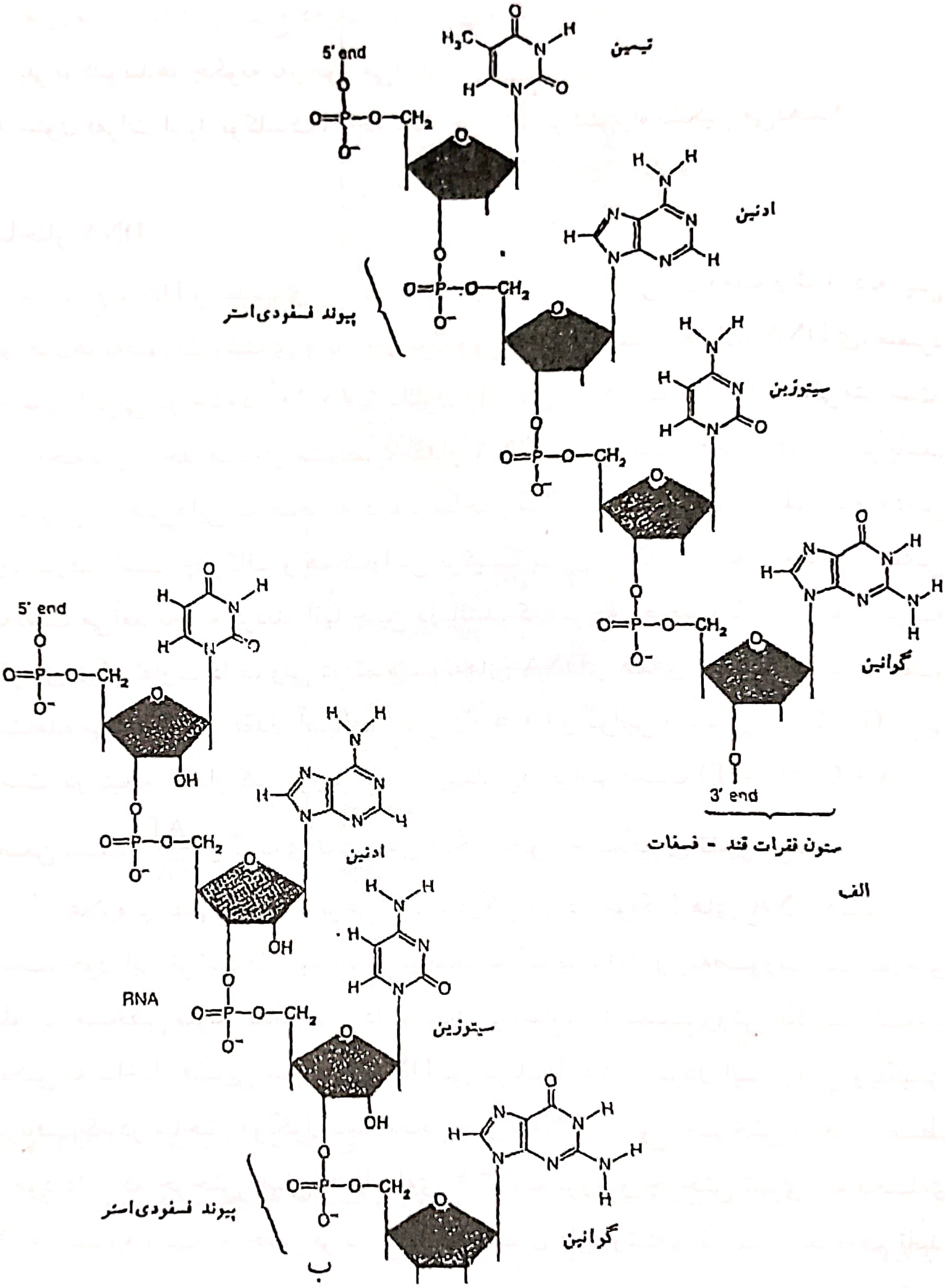
۱. اسیدهای نوکلئیک را نام برید و نقش آنها را بیان کنید.

۲. تفاوت دو نوع اسید نوکلئیک را بیان کنید.

۳. نوکلئوزید چیست و چه تفاوتی با نوکلئوتید دارد؟ برای هر یک مثالی ذکر کنید.

۴. چرا نوکلئوتیدها نور فرابنفش را در طول موج ۲۶۰ تا ۲۸۰ نانومتر جذب می‌کنند؟ دلیل اهمیت این خاصیت چیست؟

۵. نوکلئوتیدها به چند صورت در یاخته وجود دارند؟ آنها را نام ببرید و برای هر یک مثالی ذکر کنید.



شکل ۲-۱۴. قطعه‌ای از یک زنجیر منفرد اسید نوکلئیک: الف) DNA، ب) RNA، به ستون فقرات اسید نوکلئیک (متشکل از قند و فسفات) توجه کنید.

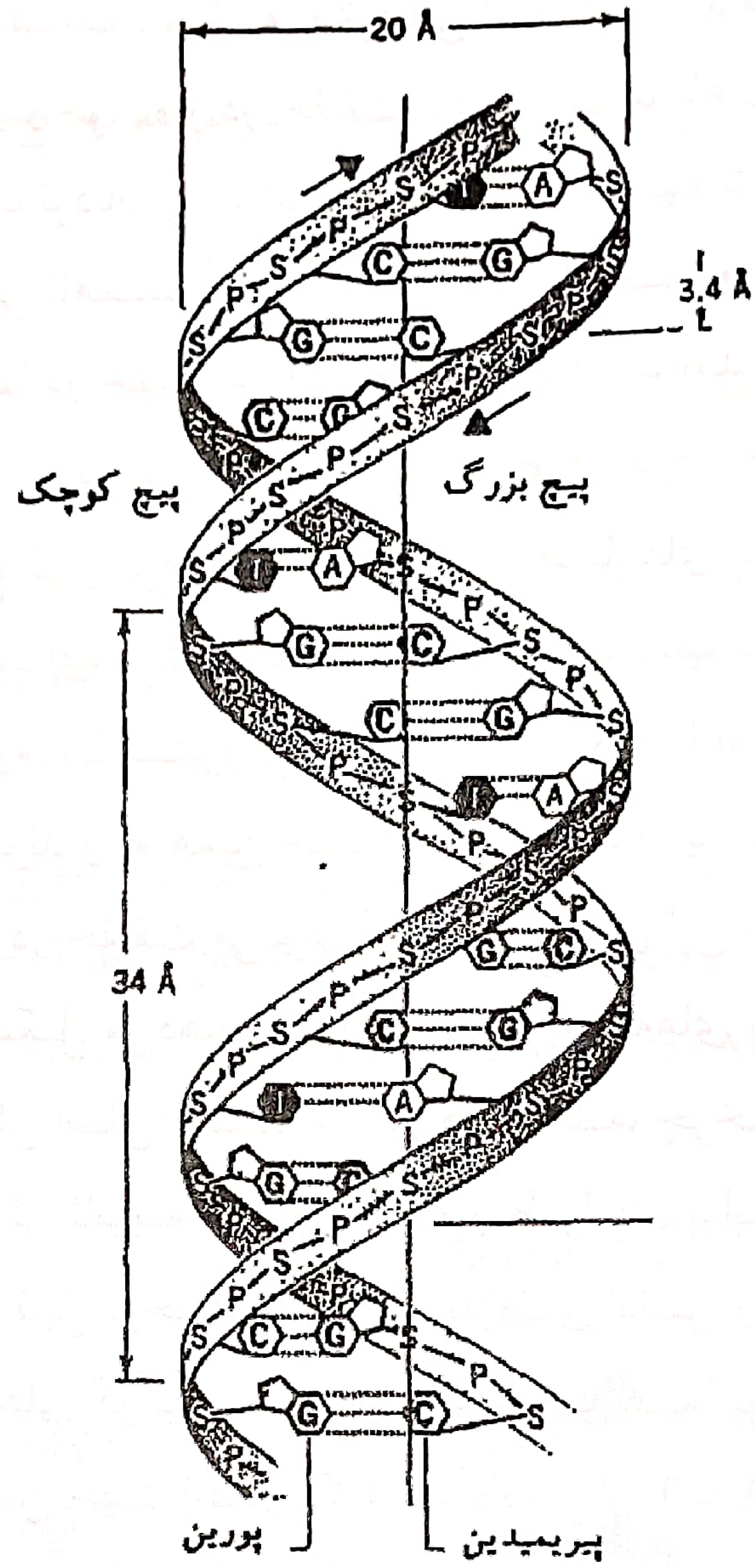
۶. نقش نوکلئوتیدها را شرح دهید.
۷. پلی‌نوکلئوتیدها چگونه به‌وجود می‌آیند؟
۸. ستون فقرات اسید نوکلئیک را چه بخش‌هایی از نوکلئوتید تشکیل می‌دهند؟

ساختار DNA

با استخراج DNA و مطالعه‌ی ساختار و تخمین وزن مولکولی آن معلوم شد که این مولکول‌ها به‌صورت رشته‌ای و با وزن مولکولی زیادند. به‌عنوان مثال، DNA ی، منفرد حلقوی اِ.کولی در حدود $۲/۷ \times ۱۰^۹$ دالتون وزن دارد و کل طول آن ۱/۷ میلی‌متر است. در یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص، مقدار DNA ممکن است چندین هزار برابر باشد. مهم‌ترین پژوهش‌هایی که منجر به کشف ساختار مولکولی DNA شد، متعلق به اودین چارگارف[1] است. چارگاف و همکارانش ترکیب بازی DNA را که از منابع مختلفی به‌دست می‌آمد تجزیه کردند. آنها چنین دریافتند. که اگرچه وضعیت بازها از گونه‌ای به گونه‌ی دیگر تفاوت دارد، ولی در تمام نمونه‌های DNAی همه‌ی جانداران، نوعی نظم مشاهده می‌شود، یعنی مقدار آدنین با تیمین $(A = T)$ و گوانین با سیتوزین $(G = C)$ برابر است. در نتیجه، مقدار کلی پورین‌ها با پیریمیدین‌ها برابر است $(A + G = C = T)$. در ضمن نسبت $\frac{AT}{GC}$ از گونه‌ای به گونه‌ی دیگر به‌طور چشمگیری تغییر می‌کند.

علاوه بر نظم شیمیایی، نوعی نظم فیزیکی نیز در مولکول‌های DNA دیده شده است. چون این ترکیب‌ها اسیدند، می‌توانند نمک بسازند و به‌صورت ساختارهای بلورین مشخص شوند. بدین‌سان، دانشمندان توانستند با کمک روش انکسار اشعه‌ی ایکس به ساختار فضایی سه‌بعدی DNA پی ببرند. با به‌کار بردن این روش ویلکینز[2] دریافت که در ساختار مولکول دست نخورده‌ی DNA دو نوع چرخش به‌طور منظم وجود دارد که چرخش اصلی به فاصله‌ی ۳/۴ آنگستروم و چرخش ثانوی به فاصله‌ی ۳۴ آنگستروم است. او چنین فرض کرد که احتمال دارد رشته‌ی نوکلئوتیدها به‌هم تابیده باشد، زیرا فقط وجود چنین تابیدگی‌ها می‌تواند چنین نظمی را پدید آورد. ویلکینز اندازه‌گیری‌هایی نیز روی چگالی مولکول‌های DNA انجام داد و آشکار ساخت که هر مولکول DNA بیش از یک رشته‌ی پلی‌نوکلئوتید دارد.

---
1. E.chargaff
2. Wilkins



شکل ۲-۱۵. طرح پیشنهادی واتسون و کریک برای مولکول DNA

در سال ۱۹۵۳، واتسون[۱] و کریک[۲] طرحی را برای ساختار مولکولی DNA تهیه کردند که با شواهد به‌دست آمده از انکسار اشعه‌ی ایکس و همچنین برابری بازهای متشکله‌ی آن تطبیق می‌کند. به‌علاوه، این طرح با بسیاری از مشاهدات مربوط به خواص فیزیکی و شیمیایی DNA هماهنگ است و با مکانیسم انتقال خواص و فرامین ارثی توسط DNA (همانندسازی) نیز تطبیق می‌کند. مدل واتسون و کریک از دو رشته‌ی

1. Watson
2. Crick

پلی‌نوکلئوتید تشکیل شده است و شبیه به نردبانی است که از طرف راست در حول یک محور مرکزی مشترک پیچ‌خورده و در حقیقت یک مارپیچ مضاعف[1] را به‌وجود می‌آورند (شکل ۲-۱۵). دو طرف نردبان را اسکلت قند و گروه‌های فسفات تشکیل می‌دهند. این دو رشته «موازی ولی ناهمسو[2]» هستند و پیوندهای بین مولکول‌های نوکلئوتید فسفودی‌استر ´۳ و ´۵ آنها در جهت خلاف یکدیگر برقرار شده‌اند (شکل ۲-۱۶).

بازهای پورین و پیریمیدین این دو رشته در طرف داخل مارپیچ،عمود بر محور مارپیچ و در یک سطح قرار گرفته‌اند. چگونگی ارتباط بازهای پورین و پیریمیدین در دو رشته‌ی DNA به‌گونه‌ای است که باز آدنین یک رشته، با تیمین رشته دیگر (A = T) و گوآنین رشته‌ی دوم، با ستیوزین رشته‌ی اول (G = C) به‌وسیله‌ی پیوندهای هیدروژنی جفت می‌شوند و به همین جهت است که تعداد این بازها در ساختار DNA کاملاً برابر یکدیگرند. در حقیقت می‌توان گفت که پله‌های این نردبان را بازهای مکمل پورین و پیریمیدین تشکیل می‌دهند. فاصله‌ی هر پله از پله‌های پایینی و یا بالایی برابر ۳/۴ آنگستروم (چرخش اصلی) است. به ازای هر ده پله، چرخشی در مولکول پدید می‌آید که به‌نام چرخش ثانویه شناخته شده و طول آن برابر ۳۴ آنگستروم است (شکل ۲-۱۵). نکته‌ی قابل توجه این است که بازهای ادنین و تیمین به‌وسیله‌ی دو پیوند هیدروژنی و بازهای گوآنین و سیتوزین به‌وسیله‌ی سه پیوند هیدروژنی با هم جفت می‌شوند، به همین جهت اتصال $C \equiv G$ محکم‌تر از $A = T$ است (شکل ۲-۱۷).

با توجه به مطالب فوق، مدل واتسون و کریک دارای مشخصات زیر است:

۱. دو رشته‌ی پلی‌نوکلئوتید در اطراف محور مشترکی پیچیده و مارپیچ مضاعفی را به‌وجود می‌آورند. دو رشته‌ی این مارپیچ از نظر ساختاری مکمل یکدیگرند ولی جهت آنها متفاوت است.

۲. بازهای پورین و پیریمیدین در داخل مارپیچ واقع شده‌اند، درحالی‌که گروه فسفات و قند دزوکسی ریبوز به طرف خارج متمایل‌اند.

۳. قطر مارپیچ ۲۰ آنگستروم (۲ نانومتر) و فاصله‌ی هر دو باز مجاور ۳/۴ آنگستروم (۰/۳۴ نانومتر) است و در یک دور کامل مارپیچ تعداد ده باز قرار گرفته‌اند.

---

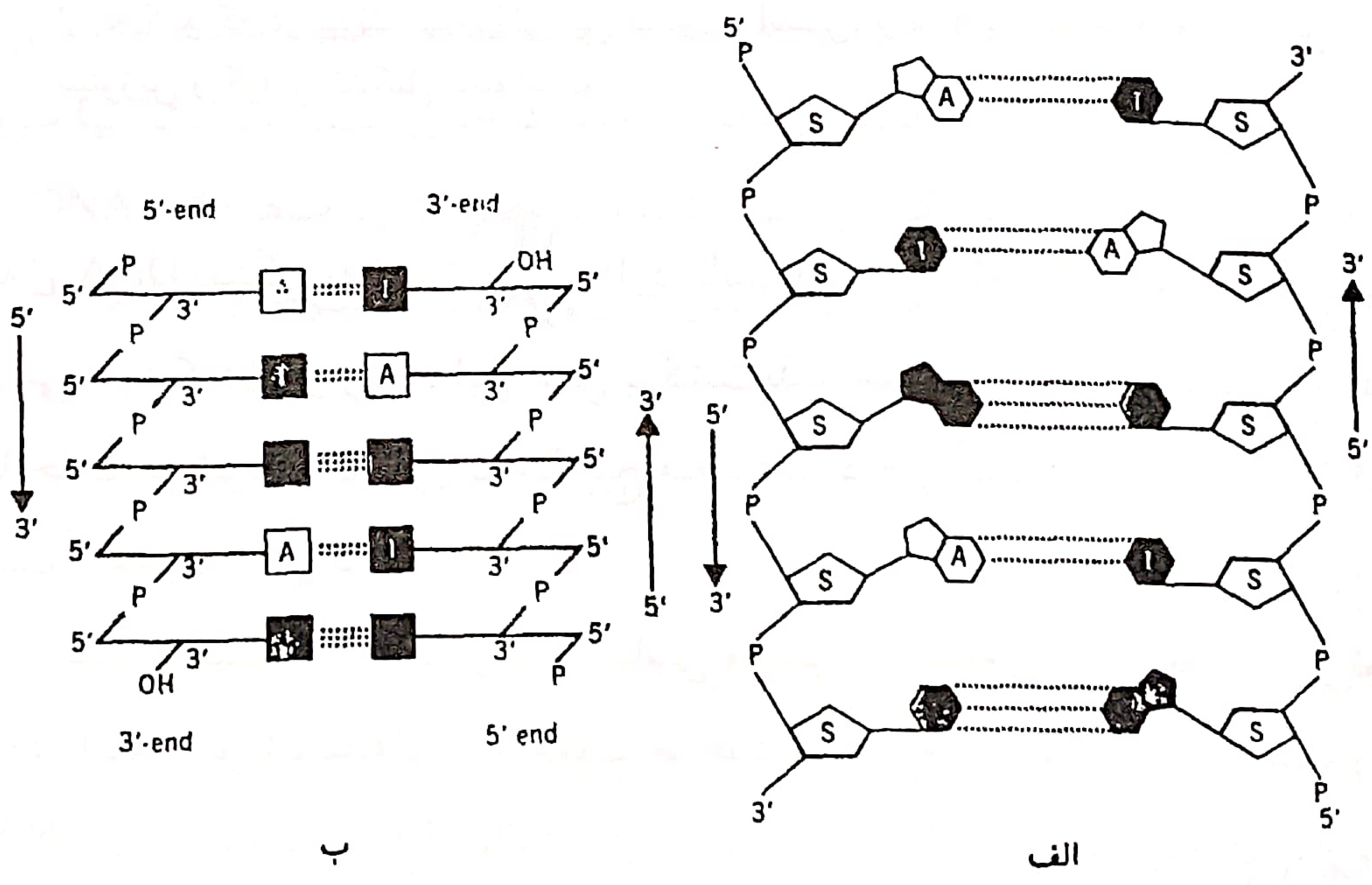
1. Double helix stureded
2. antiparallel

۴. دو رشته به‌وسیله‌ی پیوندهای هیدروژنی به یکدیگر متصل شده‌اند.

۵. ترتیب قرار گرفتن بازها در یک زنجیر پلی‌نوکلئوتید به هیچ وجه وضع معین و خاصی ندارد و تنها به‌دستورات ارثی بستگی دارد.

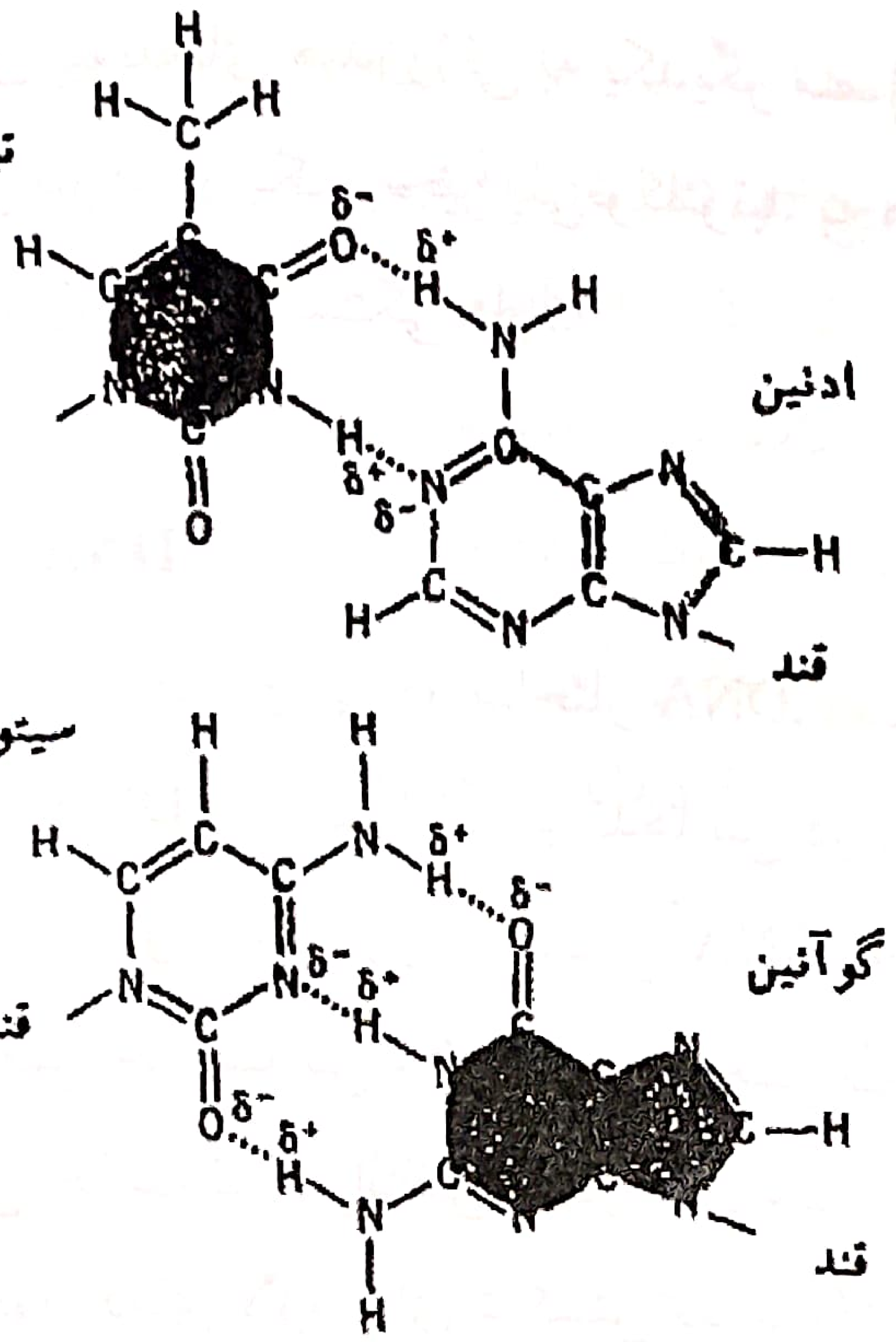
واسرشتی و کسب سرشت DNA

به علت وجود پیوندهای ضعیف هیدروژنی در ساختار DNA، دما و تغییر pH محیط می‌توانند موجب واسرشتی[1] DNA وگسستن این پیوندها بین دو رشته‌ی DNA شوند که حاصل آن جدا شدن رشته‌ها و کاهش وزن مولکولی DNA به نصف خواهد بود. در ضمن، واسرشتی سبب کاهش چسبندگی و نیروی چرخش نور در مولکول DNA می‌شود و در عوض توانایی جذب نور فرابنفش را در طول موج ۲۶۰ نانومتر در این مولکول افزایش می‌دهد. چون دمای لازم برای شکستن پیوند C≡G (دارای سه پیوند هیدروژن) بیش از A = T (دارای دو پیوند هیدروژن) است، لذا نقطه‌ی ذوب یک



شکل ۲-۱۶. ساختار مولکولی DNA: ستون فقرات این مولکول را قند پنتوز (S) و فسفات تشکیل می‌دهد. الف) ساختار مولکولی، ب) طرح دو رشته‌ی موازی و ناهمسوی DNA.

1. denaturation

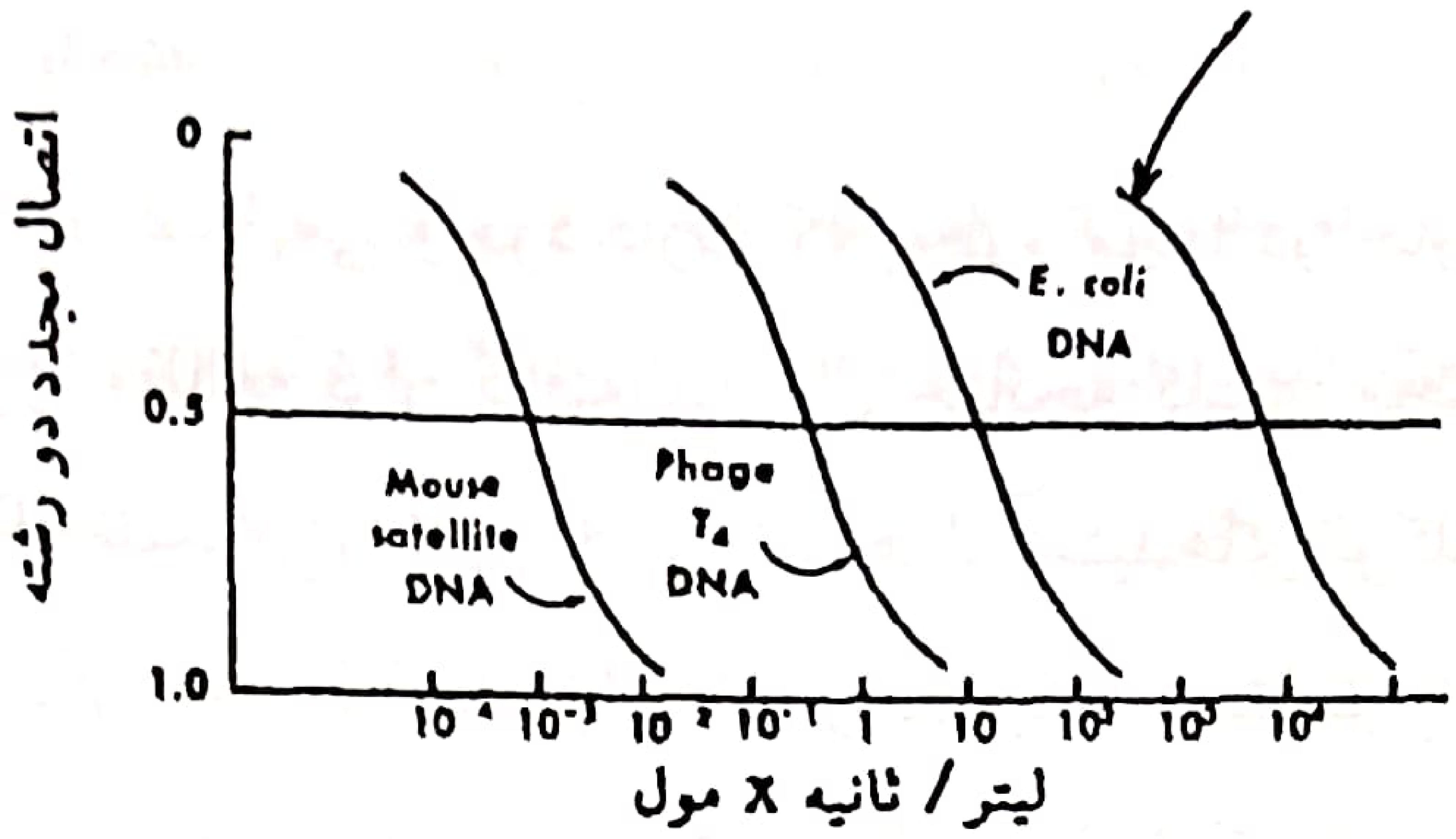


شکل ۲-۱۷. تشکیل پیوندهای هیدروژنی بین تیمین و آدنین، و سیتوزین و گوانین. توجه کنید که دو پیوند هیدروژنی بین تیمین و آدنین، و سه پیوند هیدروژنی بین سیتوزین و گوانین تشکیل شده است.

نمونه‌ی DNA بستگی به نسبت $\frac{AT}{GC}$ دارد. باید دانست که تحت شرایط مناسب یعنی به آرامی سرد کردن دو رشته، این عمل برگشت‌پذیر است. رشته‌های مکمل از طریق بازها جفت می‌شوند و به‌صورت مارپیچ مضاعف درمی‌آیند. این مرحله را کسب سرشت[1] (ماهیت) گویند.

کسب ماهیت DNA در زیست‌شناسی مولکولی وسیله‌ی بسیار مفیدی در تخمین اندازه‌ی (تعداد نوکلئوتیدهای) ژنوم یک موجود است. در شرایط ثابت و مدت زمانی که DNA یک ژنوم بزرگ (گوساله) برای بازیافتن شکل اولیه خود به آن نیاز دارد و بیش از زمانی است که یک ژنوم کوچک (اِ.کولی یا باکتریوفاژ T4) بدن نیازمند است (شکل ۲-۱۸)، زیرا ژنوم هرچه بزرگ‌تر باشد، زمان لازم برای جفت شدن بازهای مکمل بیشتر خواهد بود (چون شانس انتخاب بازهای مکمل نادرست بیشتر است).

1. renaturation



شکل ۲–۱۸. کسب ماهیت جنبشی DNAهای مختلف (منحنی‌های Cot). سرعت لازم برای دستیابی به ۱/۲ کسب ماهیت برحسب واحدهای Cot اندازه‌گیری شده است. Cot (مخفف غلظت × زمان) به‌طور قراردادی، حاصل‌ضرب غلظت ابتدایی DNA (برحسب مول‌های نوکلئوتید در لیتر) در زمان است، در هنگامی که اتصال مجدد دو رشته در حال رخ دادن است. یک ژنوم بزرگ (گوساله) آهسته‌تر از یک ژنوم کوچک کسب ماهیت می‌کند.

مطالعات انجام شده در مورد کسب سرشت DNA سبب کشف تکرار نوکلئوتیدها در DNAی یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص شده است. هنگامی که بعضی از ردیف‌های DNA چندین بار تکرار شوند، درجه‌ی کسب سرشت آنها سریع‌تر از ردیف‌هایی است که فقط یک بار تکرار شده‌اند. بعضی از ردیف‌ها (که DNAهای قمر نامیده می‌شوند) می‌توانند میلیون‌ها بار در ژنوم تکرار شوند (۱۰×۱۰^{۶} برای قمرموش).

خودآزمایی ۲–۸

۱. چه نوع نظم شیمیایی در ساختار مولکولی DNA مشاهده می‌شود؟

۲. منظور از چرخش اصلی و ثانوی در مولکول DNA چیست؟ توضیح دهید.

۳. بازهای نیتروژن‌دار را نام ببرید و چگونگی اتصال آنها را در مولکول DNA توضیح دهید.

۴. پیوند ادنین ـ تیمین محکم‌تر است یا گوانین ـ سیتوزین؟ به چه دلیل؟

۵. تقلیب و کسب ماهیت DNA را تعریف کنید و شرایط لازم برای انجام این اعمال را شرح دهید.

ویژگی‌های فیزیکی یاخته

در یاخته‌ی زنده مواد و ضمایمی وجود دارند که به‌طور مجزا در خارج از محیط یاخته و یا در داخل آن مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. حال چنانچه کلیه‌ی محتویات موجود در یاخته را (از قبیل مواد شیمیایی، آنزیم‌ها، پروتیئن‌ها، اسیدهای نوکلئیک و غیره). به نسبت طبیعی با یکدیگر مخلوط کنیم، یاخته‌ی زنده به‌دست نخواهد آمد. بنابراین ویژگی‌هایی که سبب ایجاد حیات می‌شوند تنها وجود ترکیبات شیمیایی و نسبت صحیح آنها نیست. برای تشریح ساختار جسم زنده فرضیه‌های مختلفی پیشنهاد شده است که از میان آنها فرضیه‌ی کلوئیدی بیش از همه منطبق با نقش‌ها و پدیده‌های یاخته است. لذا توضیح مختصری درباره‌ی خاصیت کلوئیدی لازم به نظر می‌رسد.

حالت کلوئیدی

گراهام[1]، در سال ۱۸۶۱، مواد مختلف را نسبت به قابلیت نفوذ یا عدم قابلیت نفوذشان از غشای طبیعی به دو گروه تقسیم کرد. آن گروه از مواد را که قابلیت تبلور دارند و به‌سادگی از جدار عبور می‌کنند، کریستالوئید[2] نامید. گروه دیگر را که قابلیت تبلور ندارند و از جدار عبور نمی‌کنند، کلوئید[3] نام داد. مشاهدات بعدی نشان داد که بسیاری از کریستالوئیدها قابل تبدیل به کلوئید و برعکس بسیاری از کلوئیدها نیز قابل تبدیل به کریستالوئید هستند. بنابراین، تعریف فوق نمی‌تواند برای تفکیک این دو سیستم کافی باشد.

هرگاه ترکیباتی از قبیل کلرورسدیم (نمک طعام) و سوکروز (ساکاروز) در آب بریزیم، در آن حل شده و محلولی حقیقی تولید می‌کنند که در آن ذرات حلال و محلول به‌طور یکنواخت یا همگن[4] پراکنده‌اند. مولکول‌های نمک در آب به‌صورت یون‌های Cl^- و Na^+ درمی‌آیند که این حالت را «انتشار یونی» می‌نامند، درحالی‌که ذرات سوکروز (قند) به‌صورت مولکول در آب پراکنده می‌شوند، که این حالت را «انتشار مولکولی» گویند. محلول حقیقی فقط از یک فاز تشکیل شده است. ذرات محلول به قدری

1. Graham
2. crystalloids
3. colloids
4. homogeneous

کوچک‌اند که حتی با میکروسکوپ الکترونی قابل رؤیت نیستند.

در سیستم‌های کلوئیدی، دو فاز مختلف فرض می‌شود که از نظر اندازه با هم متفاوت‌اند: ۱. ذرات کلوئیدی که فاز پراکنده شده نام دارد، این ذرات توسط میکروسکوپ الکترونی و حتی میکروسکوپ معمولی نیز قابل رؤیت‌اند؛ و ۲. محیط کلوئیدی که معمولاً مایع است و فاز پراکنده‌کننده نامیده شده است. چون ذرات دو محیط یا دو فاز از نظر اندازه با هم تفاوت دارند، لذا سیستم را ناهمگن[1] نامند. به‌عنوان مثال، اگر مقداری گچ را در آب بریزیم، ذرات جامد گچ در آب پراکنده می‌شوند و یک محلول ناهمگن به‌وجود می‌آورند که فاز پراکنده‌ی آن ذرات گچ و فاز پراکنده‌کننده‌ی آن را آب تشکیل می‌دهد.

برخی از خواص کلوئیدی عبارت‌اند از: ۱. وجود سطح زیاد ذرات؛ ۲. عدم نفوذ ذرات کلوئیدی از غشای طبیعی؛ ۳. حرکت ذرات کلوئیدی در محیط پراکنده‌کننده؛ ۴. اثر پراکنده شونده‌ی نور توسط ذرات کلوئیدی و ۵. وجود بار الکتریکی در لایه‌های ذره‌ی کلوئیدی.

۱. وجود سطح زیاد ذرات ـ برخی از دانشمندان معتقدند هنگامی که سطح ذرات معلق دارای اندازه‌ی مشخص و معین گردند، اثر کلوئیدی آنها پدیدار می‌شود. اندازه‌ی سطح این ذرات (تعداد اتم‌های موجود در ذره‌ی کلوئیدی) در شرایط متفاوت و در محلول‌های مختلف متغیر است. خاصیت جذب سطحی کلوئیدها مربوط به ابعاد بی‌نهایت کوچک ذرات و ازدیاد سطح تماس این ذرات با فاز پراکنده‌کننده است (در اصطلاح ذرات بسیار ریز به‌عنوان مثال گچ، را میسل هم می‌نامند).

۲. عدم نفوذ از غشای طبیعی ـ کلوئیدها در شرایط خاصی برخی از خواص محلول‌ها را در خود نشان می‌دهند و در شرایط دیگر خاصیت ذرات معلق را دارا هستند. به‌طور کلی کلوئیدها دیالیز نمی‌شوند، یعنی هنگامی که در مجاورت غشای طبیعی قرار گیرند، برخلاف مولکول‌ها و یون‌ها از این غشا عبور نمی‌کنند.

۳. حرکت در محیط پراکنده‌کننده ـ رابرت براون، کاشف هسته‌ی یاخته، در روی محیط‌های کلوئیدی مطالعات بسیاری انجام داده و حرکت دایمی گرده‌ی گیاهان را در

---

1. hetergenous

داخل آب، به‌وسیله‌ی میکروسکوپ مشاهده کرده است. چنین حرکتی به‌نام «حرکت براونی»[1] خوانده می‌شود. این حرکت در اثر برخورد مولکول‌های محیط پراکنده‌کننده با ذرات کلوئیدی ایجاد می‌گردد. حرکت براونی بستگی به اندازه‌ی ذرات، غلظت، و دمای محیط دارد. دمای محیط هرچه بیشتر باشد حرکت حرارتی ذرات نیز زیادتر خواهد شد. بنابراین تصادم ذرات به یکدیگر نیز بیشتر می‌گردد.

۴. تاثیر پراکندگی نور ـ عبور پرتوهای نور از یک محیط کلوئیدی سبب پراکندگی نور می‌شود. چنین اثر فیزیکی را به‌نام «اثر تیندال»[2] می‌نامند. این اثر در اماکن تاریک نیز دیده می‌شود. اگر نور از منفذی عبور کند و در اثر برخورد با ذرات گرد و غبار مکان تاریکی باعث پراکندگی آنها شود، پرتوهای پراکنده‌ی نور، مسیر ذرات گرد و غبار را تعیین می‌کند. مطالعه‌ی میکروسکوپی با زمینه‌ی تاریک مبتنی بر این خاصیت است. در میکروسکوپ‌های عادی، نور از کندانسور و عدسی شیئی به‌طور عمودی عبور می‌کند. در میکروسکوپ زمینه تاریک، نور از اطراف وارد شده، به‌وسیله‌ی ذرات مورد ملاحظه منعکس می‌شود. آزمایش‌کننده، بدین‌وسیله نقاط نور منعکس شده را که دارای حرکت براونی هستند مشاهده می‌نماید. شدت پراکندگی نور توسط ذرات کلوئیدی نسبت به شدت و طول موج نور وارده، تعداد و اندازه‌ی ذرات کلوئیدی، همچنین نسبت به ضریب انکسار محیط و ذرات کلوئیدی تغییر می‌کند. هنگامی که ضریب انکسار ذرات با محیط برابر گردد، اثر تیندال از بین می‌رود. این حالت در محلول‌های کلوئیدی آب‌دوست دیده می‌شود. به‌طور کلی، محلول‌های کلوئیدی پروتئینی فاقد اثر تیندال در مجاور نور مرئی هستند، در صورتی که در مجاورت پرتوهای فرابنفش، سبب پراکندگی نور می‌شوند.

۵. وجود بار الکتریکی ـ ذرات کلوئیدی نسبتاً درشت‌اند و در صورت از بین رفتن عواملی که سبب تعلیق آنها می‌شوند، به علت وجود نیروی جاذبه‌ی زمین رسوب می‌کنند. یکی از علل تعلیق این ذرات وجود بار الکتریکی آنهاست. چنانچه محلول کلوئیدی را در مجاورت یک منبع الکتریکی که شدت جریان ثابتی از آن عبور می‌کند قرار دهیم، ذرات نسبت به بارالکتریکی موجود در خود تحت تاثیر منبع قرار گرفته به

1. Brownian movement
2. Thyndal effact

سوی قطب مثبت یا منفی حرکت می‌کنند و شدت حرکت آنها نسبت به ماهیت کلوئیدی، مقدار بار الکتریکی موجود در ذرات و شدت جریانی که از محیط می‌گذرد و سایر مختصات تغییر می‌کند.

هر ذره‌ی کلوئیدی از دو لایه‌ی الکتریکی پوشیده شده است. هر لایه دارای بار الکتریکی مخالف لایه‌ی دیگر است و به‌نام دو لایه‌ی هلموتز[1] معروف‌اند: لایه‌ی درونی که به‌سختی به ذره‌ی کلوئیدی چسبیده و لایه‌ی بیرونی که ناپایدار است. به علت تساوی مقدار بار الکتریکی مثبت و منفی موجود در دو لایه‌ی، ذرات کلوئیدی خنثی خواهند بود. حال چنانچه جریان الکتریسیته از چنین محلول کلوئیدی عبور کند، ذرات با لایه ثابت و محکم درونی از لایه‌ی خارجی بیرون آمده و به سوی قطب مثبت یا منفی، برحسب اینکه لایه‌ی درونی دارای بار الکتریکی منفی یا مثبت باشد، حرکت می‌کند.

کلوئیدها را بر اساس گرایش یا عدم گرایش ذرات کلوئیدی نسبت به محیط پراکنده‌کننده به دو گروه تقسیم می‌کنند: کلوئیدهای «لیوفیلیک»[2] که نسبت به محیط پراکنده‌کننده تمایل زیادی نشان می‌دهند و کلوئیدهای «لیوفوبیک»[3] که از محیط پراکنده‌کننده گریزان‌اند (جدول ۲-۲).چنانکه محیط پراکنده‌کننده آب باشد، در حالت اول ذرات را هیدروفیلیک یا آبدوست و در حالت دوم هیدروفوبیک یا آب‌گریز می‌نامند.

جدول ۲-۲ بنیان‌های هیدروفوبیک و هیدروفیلیک که در ساختار پروتئین‌ها به‌کار رفته‌اند.

هیدروفیلیک (لیوفیلیک)		هیدروفوبیک (لیوفوبیک)	
کربوکسیل	-COOH	متیل	-CH3
هیدروکسیل	-OH	متیلن	-CH2
الدئید	-CHO	اتیل	-C2H5
کاربونیل	-CO	پروپیل	-C3H7
آمینه	-NH2	الکیل	-CnH2n+ 1
ایمینه	=NH	ایزوپرن	-C5H8
آمید	-CONH2	فنیل	-C6H5
ایمید	-CORNH		
سولفیدریل	-SH		

1. Helmotz
2. lyophilic
3. lyophobic

در پرتوپلاسم، بسیاری از ترکیبات به حالت امولسیون وجود دارند، در امولسیون‌ها هر دو فاز کلوئیدی مایع‌اند. وجود ذرات چربی در آب و یا، بالعکس، وجود ذرات آب در چربی نوعی امولسیون است. از خواص مهم امولسیون‌ها این است که با وجود مایع بودن هر دو ماده‌ی ذرات قابل اختلاط نبوده، به‌سادگی از یکدیگر جدا می‌شوند. به همین علت امولسیون‌ها جزو کلوئیدهای لیوفوبیک قرار دارند.

امولسیون‌های موجود در پرتوپلاسم فراوان‌اند و گاهی می‌توان آنها را به‌وسیله‌ی اولترامیکروسکوپ در یاخته‌ی زنده مشاهده کرد. مثلاً ذرات ریز چربی، پس از صرف غذا (به ویژه غذای چرب)، در پلاسمای خون دیده می‌شوند. چنانچه به عللی مکانسیم کلوئیدی از بین برود، حالت امولسیون نیز از بین رفته و ذرات رسوب می‌کنند.

خودآزمایی ۲-۹

۱. مواد کلوئیدی و کریستالوئیدی را تعریف کنید.
۲. خواص کلوئیدها را نام ببرید.
۳. حرکت براونی را شرح دهید.
۴. اثر تیندال را تعریف کنید.

خلاصه‌ی مطالب گفتار دوم

در این گفتار ترکیبات مولکولی یاخته به‌طور مقدماتی مطالعه شد. پرتوپلاسم یک یاخته‌ی جانوری یا گیاهی شامل ۶۰ تا ۹۰٪ آب، ۱۰ تا ۲۰٪ پروتئین، ۲ تا ۳٪ چربی، و ۱٪ قند است. (درصد این مواد برحسب میزان آب تغییر می‌کند). آب حلال طبیعی یون‌های کانی و مولکول‌های کوچک دیگر و محیط انتشار سیستم کلوئیدی یاخته است. در حدود ۹۵٪ آب آزاد، و بقیه به‌صورت پیوند شده است. از ویژگی‌های آب، گرمای ویژه و گرمای تبخیر بالا، و قدرت حلالیت آن است. آنیون‌ها (مانند Cl^-) و کاتیون‌ها (مانند K^+، Na^+) به ثابت نگه‌داشتن فشار اسمزی و pH یاخته کمک می‌کنند. فسفات آلی موجود در ATP منبع اصلی انرژی شیمیایی است. یون‌های K^+ و Mg^{2+} به مقدار فراوان در داخل یاخته و Na^+ و Cl^- در مایع بین‌یاخته‌ای قرار دارند.

ماکرومولکول‌ها، پلیمرهای درازی هستند که از مونومرها تشکیل شده‌اند. پروتئین‌ها حدوداً از ۲۰ مونومر یا اسیدآمینه‌ی مختلف تشکیل شده‌اند و مولکول‌هایی آمفوتریک هستند، زیرا یک گروه اسیدی (COOH-) و یک گروه بازی (NH2-) را حمل می‌کنند. اسیدهای آمینه به‌وسیله‌ی پیوندهای پپتیدی به هم متصل شده و پلی‌پپتیدها را به‌وجود می‌آورند. تمام نقش‌های اساسی یاخته به پروتئین‌های اختصاصی بستگی دارد. پروتئین‌ها کروی یا رشته‌ای هستند. پروتئین‌های مرکب یک گروه غیرپروتئینی دارند.

ساختار اول پروتئین‌ها، ترتیب قرار گرفتن اسیدهای آمینه است. تغییر در یک اسیدآمینه ممکن است سبب تغییر عمیق در مولکول شود.

ساختار دوم پروتئین‌ها، ساختار فضایی منظم ستون فقرات پلی‌پپتیدهاست که ممکن است به‌صورت بتا یا مارپیچ آلفا (مارپیچ منظم) باشد.

ساختار سوم پروتئین‌ها، طرز قرار گرفتن رشته‌ی پروتئینی در فضا را توجیه می‌کند.

ساختار چهارم پروتئین‌ها، چگونگی قرار گرفتن رشته‌های پلی‌پپتیدی را نسبت به یکدیگر در فضا مشخص می‌سازد. مانند هموگلوبین که یک تترامر است و از دو زنجیر آلفا و ۲ زنجیر بتا تشکیل شده است.

در پروتئین‌ها، پیوندهای غیرکووالانی، مانند پیوند یونی، پیوند هیدروژنی و پیوند آب‌گریز نقش مهمی را در تشخیص ساختار دوم و سوم ایفا می‌کنند.

پروتئین‌ها در اثر بعضی عوامل مانند دما، تغییر سرشت می‌دهند، یعنی ویژگی‌های زیستی خود را از دست می‌دهند. این نوع تغییرات فیزیکی هستند و بدون شکستن پیوند پپتیدی انجام می‌گیرند. در پدیده‌ی واسرشتی، ساختار اولیه پروتئین بدون تغییر باقی می‌ماند و تنها ساختار فضایی زنجیر پروتئینی تغییر می‌کند. بدین معنی که واسرشتی آنها سبب بازشدن رشته‌های تاشده‌ی پروتئین‌ها می‌شود.

آنزیم‌ها از جنس پروتئین‌اند. آنها کاتالیزورهای زیستی هستند که سبب تسریع واکنش‌های شیمیایی می‌شوند اما خود در این فرایند هیچ تغییری نمی‌کنند، لذا دوباره مصرف می‌شوند. سطح فعال آنزیم از نظر شکل فضایی تکمیل‌کننده‌ی سوبستراست.

براساس نظریه‌ی «شکل مناسب القایی» جایگاه فعال آنزیم شکل معینی ندارد و فقط در هنگام ترکیب با سوبسترا به شکل مطلوب و یا به شکل مکمل سوبسترا درمی‌آید.

ایزوآنزیم‌ها اشکال متفاوت یک آنزیم‌اند که توسط ژن‌های متفاوت تهیه می‌شوند. تمامی ایزوآنزیم‌های یک آنزیم واکنش یکسانی را کاتالیز می‌کنند.

کوآنزیم عاملی است که وجودش برای اجرای نقش آنزیم به‌عنوان کاتالیزر لازم است. ویژگی کوآنزیم انتقال الکترون‌ها و یون‌ها و بنیان‌های شیمیایی از یک مولکول به مولکول دیگر است که یکی از نتایج آن تغییر سطح انرژی مولکول‌ها و آزاد شدن انرژی در درون‌یاخته است.

کربوهیدرات‌ها به‌عنوان منبع انرژی به‌کار می‌روند و یا نقش ساختاری دارند (در دیواره‌ی یاخته). کربوهیدرات‌ها به سه گروه مونوساکاریدها، دی‌ساکاریدها و پلی‌ساکاریدها تقسیم می‌شوند. پنتوزها و هگزوزها از مونوساکاریدهای اصلی به‌شمار می‌روند. پلی‌ساکاریدهای اساسی که از مونومرهای گلوگوز تشکیل شده‌اند، عبارت‌اند از نشاسته (در گیاهان) و گلیکوژن (در جگر و ماهیچه). پلی‌ساکاریدهای مرکب حاوی قندهای امینه، و اسید سولفوریک یا اسید فسفریک‌اند. گلیکوپروتئین‌ها انواع یاخته‌ای و یا ترشحی هستند.

چربی‌ها در حلال‌های آلی محلول‌اند. چربی‌ها به دو گروه چربی‌های ساده و چربی‌های مرکب تقسیم می‌شوند. فسفولیپیدها ترکیب اصلی غشاهای زیستی‌اند.

اسیدهای نوکلئیک منبع اطلاعات ژنتیکی هستند. به‌طور کلی، اسید دزوکسی ریبونوکلئیک (DNA) به‌عنوان الگو برای رونویسی اسید ریبونوکلئیک (RNA) به‌کار می‌رود و این اسیدها در سنتز پروتئین شرکت می‌کنند.

DNA →RNA → پروتئین

اسیدهای دزوکسی ریبونوکلئیک عمدتاً در هسته (یعنی در کروموزوم‌ها)، و به مقدار کم در میتوکندری و کلروپلاست وجود دارند.

اسیدهای نوکلئیک از یک قند پنج کربنی، اسید فسفریک، بازهای پورینی (ادنین، گوآنین)، و بازهای پیریمیدینی (تیمین، سیتوزین، یوراسیل) تشکیل شده‌اند. آنها

پلیمرهای خطی نوکلئوتیدها هستند و نوکلئوتیدها به‌وسیله اتصال‌های دی‌استری فسفات بین قندهای پنج کربنی به هم متصل می‌شوند.

تفاوت DNA و RNA در قند پنج‌کربنی (دزوکسی ریبوز در DNA؛ ریبوز در RNA) و یکی از بازهای پیریمیدینی (تیمین در DNA؛ یوراسیل در RNA) است. اطلاعات ژنتیکی در ترتیب خطی بازها قرار دارند؛ الفبای ژنتیکی از ۴ حرف: A ، T ، C و G تشکیل شده است. بازهای DNA نسبت‌های مولار معینی دارند؛ مقدار A همیشه معادل T و مقدار G معادل C، و $A + G = C + T$ است. نسبت $\frac{AT}{GC}$ در گونه‌های مختلف متفاوت است.

در سال ۱۹۵۳، واتسون و کریک برای ساختار مولکولی DNA مدلی تهیه کردند که با شواهد به‌دست آمده از پرتوهای ایکس و همچنین برابری بازهای متشکله‌ی آن تطبیق می‌کند مدل واتسون و کریک از دو رشته‌ی پلی‌نوکلئوتید تشکیل شده است که از سمت راست و موازی یکدیگر در حول یک محور عمودی پیچ خورده و در حقیقت یک مارپیچ مضاعف را به‌وجود می‌آورند. این دو رشته موازی ولی ناهمسو هستند. بازهای پورین و پیریمیدین این دو رشته در طرف داخل مارپیچ عمود بر محور مارپیچ در یک سطح قرار گرفته‌اند. بازهای یک زنجیر با بازهای مکمل خود، در زنجیر دیگر در یک سطح قرار گرفته و به‌وسیله‌ی پیوندهای هیدروژنی به یکدیگر متصل می‌شوند. به این ترتیب باز ادنین یک رشته به تیمین رشته‌ی دیگر ($A = T$) و گوآنین رشته‌ی دوم به سیتوزین رشته‌ی اول ($C \equiv G$) پیوند و جفت می‌شوند که به همین جهت است که تعداد این بازها در ساختار DNA کاملاً برابر یکدیگرند. چون گوآنین به سیتوزین به‌وسیله‌ی سه پیوند هیدروژنی متصل می‌شود، لذا پایدارتر از $A = T$ است. در یک دور کامل مارپیچ DNA، تعداد ۱۰ باز قرار گرفته‌اند.

افزایش دما و تغییر PH محیط می‌توانند موجب واسرشتی DNA و جداشدن دو رشته از یکدیگر شوند. در این صورت انرژی برای شکستن پیوندهای $C \equiv G$ نسبت به $A = T$ لازم است. کسب ماهیت DNA، با به آرامی سرد کردن دو رشته‌ی آن صورت می‌گیرد. تقلیب DNA وسیله‌ی بسیار مهمی برای تخمین نوکلئوتیدهای تکراری در DNAی یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص است.

مواد مختلف نسبت به نفوذ یا عدم نفوذشان از غشای طبیعی به دو گروه کریستالوئید و کلوئید تقسیم می‌شوند. مواد کریستالوئیدی معمولاً قابل تبلور بوده و به‌سادگی از جدار عبور می‌کنند، درحالی‌که مواد کلوئیدی معمولاً غیرقابل تبلور هستند و از جدار عبور نمی‌کنند. برخی از خواص کلوئیدی عبارت‌اند از: ۱. وجود سطح زیاد ذرات؛ ۲. عدم نفوذ ذرات کلوئیدی از غشا؛ ۳. حرکت ذرات کلوئیدی در محیط پراکنده‌کننده؛ ۴. اثر پراکنده شونده‌ی نور توسط ذرات کلوئیدی؛ ۵. وجود بار الکتریکی در لایه‌های ذره‌ی کلوئیدی.

ذرات در داخل آب دارای حرکت براونی هستند که این حرکت در اثر برخورد مولکول‌های آب به آنها در نتیجه‌ی انتقال انرژی جنبشی آب به این ذرات پدید می‌آید. حرکت براونی بستگی به اندازه‌ی ذرات، غلظت، و دمای محیط دارد.

انتشار نور در اثر عبور پرتوهای نور از یک محیط کلوئیدی را اثر تیندال گویند. هر ذره‌ی کلوئیدی از دو لایه‌ی الکتریکی پوشیده شده است. هر لایه دارای بار الکتریکی مخالف لایه‌ی دیگر است.

کلوئیدها را براساس گرایش یا عدم گرایش ذرات کلوئیدی نسبت به محیط پراکنده‌کننده، به دو گروه لیوفیلیک و لیوفوبیک تقسیم می‌کنند. امولسیون‌ها جزو کلوئیدهای لیوفوبیک هستند.

خودآزمایی کلی گفتار دوم

۱. چرا قدرت حلالیت آب بالاست؟ با ذکر مثال توضیح دهید.
۲. نقش نمک‌های کانی را در یاخته شرح دهید.
۳. چهار سطح ساختاری پروتئین‌ها را با هم مقایسه کنید.
۴. کدام نوع پیوند برای ساختار پروتئین که یک مولکول درشت است اساسی به‌نظر می‌رسد؟
۵. ویژگی‌های یک آنزیم و رابطه‌ی آن را با کوآنزیم بیان کنید.
۶. نقش لیپیدها و کربوهیدرات‌ها را شرح دهید.
۷. مصرف و ذخیره‌ی انرژی در یاخته چگونه صورت می‌گیرد؟ توضیح دهید.

۸. مدل واتسون و کریک را به‌طور کامل بیان کنید.

۹. واژه‌های زیر را تعریف کنید و برای هر یک مثال بزنید:

مونـومر، پلیمـر، پیریمیـدین، پـورین، نوکلئوزیـد، نوکلئوتیـد، کلوئیـد، کریـستالوئید، امولسیون (تعلیق).

گفتار سوم

روش‌های مطالعه‌ی یاخته

پیشگفتار

مطالعه‌ی ساختارهای زیستی دشوار است، زیرا یاخته‌ها معمولاً بسیار کوچک و در برابر نورمرئی شفاف‌اند. کوشش‌های فراوانی برای به‌دست آوردن وسایل جدید با قدرت تفکیک بیشتری برای تعریف بهتر ساختار یاخته تا سطح مولکولی به عمل آمده است.

قسمت اعظم یاخته را موادی تشکیل می‌دهند که شفاف‌اند،به‌جز مواد رنگی (که اغلب در گیاهان دیده می‌شوند) که نور را در طول موج معینی (مواد رنگین) جذب می‌کنند. جذب طول موج‌های پایین به‌وسیله‌ی یاخته به علت آب فراوان آن است. اما حتی بعد از خشک کردن یاخته، مواد آن کاملاً مشخص نمی‌شوند.

یکی از راه‌های غلبه بر این محدودیت، استفاده از رنگ‌آمیزی است که مواد مختلف یاخته‌ای را به‌طور انتخابی رنگ کرده و با جذب نور مشخص می‌شوند. در بیشتر موانع نمی‌توان از روش‌های رنگ‌آمیزی در یاخته‌های زنده استفاده کرد. قبل از رنگ‌آمیزی، بافت‌ها باید ابتدا ثابت و پس از آن آبگیری و بعد قالب‌گیری شوند و سپس از آنها برش تهیه گردد. این مراحل ممکن است سبب تغییرات ساختاری و شیمیایی در یاخته شوند.

در زیست‌شناسی یاخته، از نمونه‌ها و روش‌های مختلف بسیاری در بررسی تشکیلات سیتولوژیکی و شیمیایی استفاده می‌شود. معمولاً دو روش برای بررسی یاخته وجود دارد: ۱. مشاهده‌ی مستقیم یاخته؛ ۲. مشاهده‌ی یاخته‌های کشته‌شده با استفاده از

دستورالعمل‌هایی مانند ثابت کردن که ساختار و ترکیبات یاخته را حفظ می‌کند.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از: آشنایی با روش‌های مطالعه‌ی ساختار نقش یاخته.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید، یعنی بتوانید:

۱. سه روش کلی مطالعه‌ی ساختار و نقش یاخته واجزاء آن را نام ببرید و کاربرد اختصاصی هر روش را ذکر کنید.
۲. ویژگی‌های انواع روش‌های مطالعه‌ی ساختار یاخته و اجزاء تشکیل‌دهنده آن را شرح دهید و کاربردها، مزایا و محدودیت‌های آنها را با یکدیگر مقایسه کنید.
۳. مراحل مختلف آماده‌سازی نمونه‌های مورد مشاهده میکروسکوپی (نوری و الکترونی) را توضیح دهید.
۴. ویژگی‌های انواع روش‌های مطالعه‌ی مولکول‌های زیستی و واکنش‌های زیست‌شیمیایی یاخته را توضیح دهید و کاربردها، مزایا و محدودیت‌های آنها را با یکدیگر مقایسه کنید.
۵. ویژگی‌های انواع روش‌های فیزیولوژیکی جهت مطالعه‌ی طرز کار یاخته و اجزاء آنها را بیان کنید و کاربردها، مزایا و محدودیت‌های آنها را با یکدیگر مقایسه کنید.

در مطالعه‌ی یاخته و اجزای تشکیل‌دهنده‌ی آن از سه روش متداول استفاده می‌شود. الف) روش‌هایی که برای بررسی ساختار یاخته و اجزاء آن به‌کار می‌روند، ب) روش‌هایی که برای تعیین نوع ترکیبات شیمیایی تشکیل‌دهنده یاخته و اجزاء آن مورد استفاده قرار می‌گیرند و عمدتاً روش‌های زیست‌شیمیایی هستند، ج) روش‌هایی که برای مشخص کردن نقش یاخته و اجزاء آن به‌کار گرفته می‌شوند و روش‌هایی فیزیولوژیک هستند.

الف) روش‌های مطالعه‌ی ساختار یاخته و اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی آن

برای مطالعه‌ی ساختار یاخته‌هایی که با چشم غیرمسلح مشاهده نمی‌شوند از روش‌های میکروسکوپی، میکروسینماتوگرافی[1]، پرتوهای ایکس و اتورادیوگرافی[2] استفاده می‌شود.

---
1. microcinematography
2. autoradiography

روش‌های میکروسکوپی

امروزه از انواع میکروسکوپی‌ها، که از نظر بزرگ‌نمایی بسیار متفاوت‌اند، برای این منظور استفاده می‌شود. این ابزارها در کتاب یاخته‌شناسی عملی شرح داده شده‌اند. در این قسمت شرح مختصری درباره‌ی انواع میکروسکوپ‌ها به منظور مقایسه‌ی عملکرد آنها ضروری به نظر می‌رسد.

میکروسکوپ نوری

استفاده از این میکروسکوپ معمولی‌ترین روش مشاهده‌ی بافت یا یاخته است. این میکروسکوپ می‌تواند یک چشمی یا دو چشمی باشد. برای کسانی که غالباً با کارهای آزمایشگاهی و میکروسکوپ سروکار دارند، میکروسکوپ‌های یک چشمی خسته‌کننده بوده و بهتر است که از میکروسکوپ‌های دوچشمی استفاده کنند. بزرگ‌نمایی میکروسکوپ افزایش آشکاری است که در ابعاد اجسام زیر میکروسکوپ حاصل می‌شود. به دلیل وابستگی بزرگ‌نمایی با طول موج نور مورد استفاده (در میکروسکوپ‌های نوری) بزرگ‌نمایی این میکروسکوپ‌ها محدود است.

اساس مشاهده‌ی اجزاء یاخته با میکروسکوپ نوری مبتنی بر تفاوت در ضریب انکسار نور در اجزاء مختلف آن است. از آنجا که یاخته تقریباً شفاف و ضریب انکسار اجزای آن تقریباً همانند است. معمولاً هیچ ساختاری در آن قابل رؤیت نیست، ازاین‌رو باید راه‌هایی را جستجو کرد که اختلاف ضریب انکسار ساختارها را افزایش دهند. یکی از این راه‌ها استفاده از مواد رنگی است که بعضی از بخش‌های یاخته را رنگ می‌کنند.

میکروسکوپ زمینه تاریک

راه دیگر افزودن اختلاف ضریب انکسار به هنگام مشاهده‌ی یاخته، استفاده از «شگردهای» میکروسکوپی مختلف است. از جمله‌ی این شگردها، استفاده از میکروسکوپ زمینه تاریک[1] است. در این میکروسکوپ، تعبیه نور به‌ترتیبی است که نمونه‌های مورد آزمایش از کنار روشن می‌شوند و در نتیجه می‌تون ذرات بسیار ریز را به‌صورت نقاط روشن در زمینه‌ی تاریک دید.

---

1. Dark field microscope

میکروسکوپ اختلاف فاز

در میکروسکوپ اختلاف فاز[1]، می‌توان اختلاف‌های بسیار کم و ضریب انکسار نور نمونه‌ها را افزایش داد و از آنها تصاویر قابل رؤیت ایجاد کرد. افزایش اختلاف انکسار نور به‌وسیله‌ی صفحه‌ی مدور سوراخ‌داری به‌نام «پلاک فاز» که بالای کندانسور (در سطح کانونی عقب عدسی‌های شیئی ویژه‌ای به‌نام «عدسی‌های شیئی فاز» که گذاشته شده‌اند) و دیافراگم حلقوی ویژه‌ای که در زیر کندانسور نصب شده است، صورت می‌گیرد. با این میکروسکوپ می‌توان نمونه‌هایی را که رنگ‌آمیزی نشده‌اند و بین اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی یاخته‌های آن اختلاف انکسار نور زیادی وجود ندارد تشخیص داد.

میکروسکوپ با پرتوهای فرابنفش

چون پرتوهای فرابنفش نسبت به نور معمولی (نور مرئی) دارای طول موج کوتاه‌تری است [نور مرئی طول موجی بین ۶۵۰۰ آنگستروم (نورسرخ)، و ۴۵۰۰ آنگستروم (نور بنفش) طول موج‌های کمتر از ۴۰۰۰ آنگستروم را پرتوهای فرابنفش می‌نامند]، لذا استفاده از پرتوهای فرابنفش در میکروسکوپ، قدرت تفکیک آن را تا حد ۰/۰۶ میکرومتر افزایش می‌دهد. در میکروسکوپ با پرتوهای فرابنفش[2] از عدسی شیئی خاصی از جنس کوارتز استفاده می‌شود؛ و چون تصویر جسم را نمی‌توان مستقیماً با چشم مشاهده کرد، آن را پس از عکس‌برداری بررسی می‌کنند. با قراردادن صافی ویژه‌ای که مانع رسیدن پرتوهای فرابنفش به چشم می‌شود. می‌توان با این میکروسکوپ مشاهده‌ی مستقیم نیز انجام داد. بعضی از اجزاء یاخته از قبیل DNA، RNA و پروتئین‌ها، این پرتوها را جذب می‌کنند، به‌طوری که برای روشن کردن نمونه‌ی زیر میکروسکوپ می‌توان منبعی از پرتوهای فرابنفش را به جای نور سفید به‌کار برد و بخش‌هایی از یاخته را که محتوی این ترکیبات هستند مشاهده کرد. نوع تعدیل یافته‌ی این میکروسکوپ، که موارد استفاده فراوانی در زیست‌شناسی دارد، میکروسکوپ فلوئورسانس[3] نامیده می‌شود.

---

1. phase contrast microscope
2. ulteraviolet microsocpe
3. Fluorescence microscope

میکروسکوپ فلوئورسانس

از پرتوهای فرابنفش و پرتوهایی که طول موجی نزدیک به این پرتوها را دارند، در این میکروسکوپ استفاده می‌شود.

اگر بعضی مواد مانند اورانیوم طبیعی، شیشه‌های اورانیوم‌دار، قطرات نفت و چربی، برخی از مواد یاخته‌ای نظیر رنگ‌ها و ویتامین‌ها در معرض پرتوهای فرابنفش قرار گیرند، موجب تحول نور غیرمرئی به مرئی می‌شوند. این گونه مواد را مواد فلوئورسنت و این خاصیت را فلوئورسانس می‌نامیم. اگر بافت‌ها، یاخته‌ها و یا باکتری‌ها با رنگ فلوئورسنتی (مانند فلوئورکروم) رنگ‌آمیزی و در زیر میکروسکوپ مطالعه شوند، به‌صورت مناطق درخشان در زمینه‌ی تاریک دیده می‌شوند. رنگ‌های فلوئورسنتی، علاوه بر این خاصیت دارای عمل انتخابی برای میکروارگانیسم‌های گوناگون، یاخته‌ها و همچنین اجزاء ساختاری آنها بوده، موجب سهولت تشخیص و مطالعه‌ی آنها می‌شوند. رنگ‌هایی که مخصوصاً برای رنگ‌آمیزی فلوئورسنتی مناسب‌اند عبارت‌اند از: اورامین، نارنجی آکریدین، سولفات بِربِرین، پریمولین، تیوفلاوین، تریپافلاوین، زردِتیازو و مُورین.

استرئومیکروسکوپ

این میکروسکوپ دارای دو سیستم نوری برای دو چشم است. این دو سیستم طوری تنظیم شده‌اند که هر چشم بخشی از جسم را که جهت‌شان با هم اندکی تفاوت دارد می‌بیند. به عبارت دیگر، هر یک از چشم‌ها جسم را از زاویه‌ی متفاوتی می‌بیند. به این جهت جسم سه‌بعدی به نظر می‌رسد. در این نوع میکروسکوپ عمق زیاد زمینه و فاصله‌ی فراوان بین نمونه و عدسی شیئی امکان مطالعه و بررسی میکروسکوپی اشیای بزرگ را فراهم کرده است.

آسیب‌شناسان و پژوهشگران دانش پزشکی در مطالعات ابتدایی یک مجموعه‌ی بافت و پیش از برش دادن آن، زیست‌شناسان در مشاهده‌ی کشت و مجموعه‌های ارگانیسم‌ها، و بوم‌شناسان در پی بردن به علل آلودگی از استرئومیکروسکوپ[1] استفاده می‌کنند.

1. Stereo - microscope

میکروسکوپ الکترونی

بزرگنمایی از میکروسکوپ بیش از صدهزار بار و توانایی تفکیک آن حدود دو آنگستروم است. (در زیر میکروسکوپ معمولی توانایی تفکیک حدود ۲۴۰۰ آنگستروم است). برای دستیابی به این توانایی تفکیک از پرتوهای الکترونی که دارای طول موج‌هایی بسیار کوتاه‌تر از طول موج نور معمولی هستند. استفاده می‌شود. این پرتوهای الکترونی از رشته‌ی سیمی از جنس تنگستن حاصل می‌گردند. در میکروسکوپ الکترونی[1] تصویر نهایی روی پرده‌ی فلوئورسنت می‌افتد و با واسطه‌ی یک شیشه مشاهده می‌شود.

میکروسینماتوگرافی

این روش ترکیبی از روش‌های میکروسکوپی و فیلمبرداری است. هنگامی که بخواهند اعمال زیستی موجود زنده‌ی میکروسکوپی را دنبال کنند، از فیلمبرداری میکروسکوپی استفاده می‌نمایند. مثلاً حرکت تک‌یاخته‌ای‌ها (مانند پارامسی) و تقسیم آنها را با این روش مورد بررسی قرار می‌دهند. به این ترتیب می‌توان زمان پدیده‌های زیستی را به‌طور دلخواه تغییر داد و آنها را مشاهده و مطالعه کرد. به‌عنوان مثال، مراحلی از تقسیم یاخته‌ای بسیار سریع صورت می‌گیرند به‌طوری که مطالعه‌ی دقیق آنها زیر میکروسکوپ دشوار است؛ درحالی‌که در فیلم میکروسکوپی این گونه پدیده‌ها را می‌توان با سرعت کمتری نشان داد و چگونگی آنها را با دقت بیشتری بررسی کرد.

استفاده از پرتوهای ایکس

این روش مبتنی بر تفرق (پراش[2]) پرتوهای ایکس به‌وسیله‌ی مواد سازنده‌ی ماده زنده و اثر آن بر صفحه‌ی عکاسی که در پشت آن قرار دارد. از این خاصیت پرتوهای ایکس برای شناسایی فواصل اتم‌ها و مولکول‌های سازنده‌ی یاخته استفاده می‌شود و به علت توانایی نفوذ زیاد این پرتوها می‌توان آن را برای عکسبرداری از اندام‌های مختلف موجود زنده‌ی پُریاخته‌ای به‌کار برد.

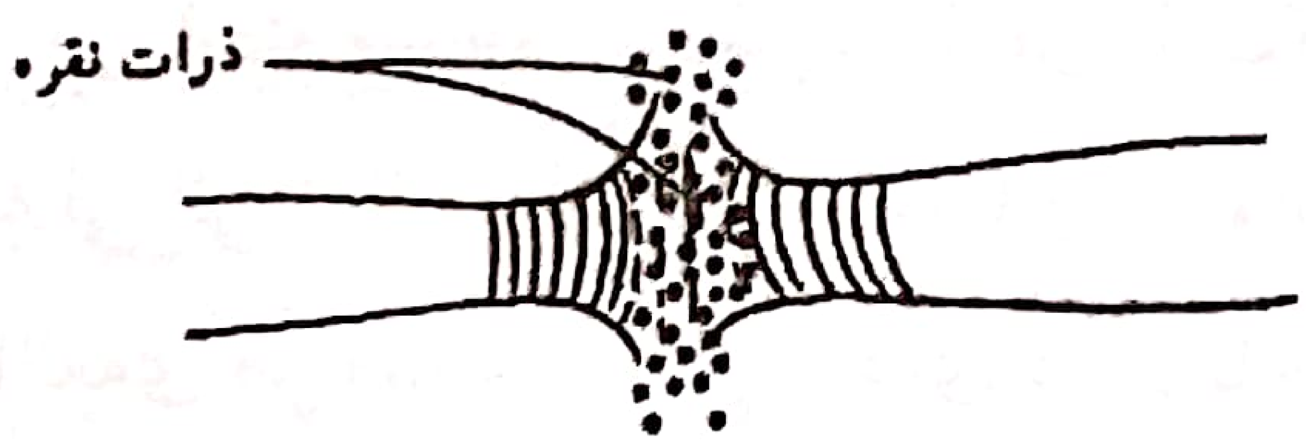
---

1. Electeron microscope
2. Diffraction

اُتورادیوگرافی

در این روش، از خاصیت اثر مواد رادیواکتیو در تماس با فیلم عکاسی استفاده می‌شود و در نتیجه می‌توان محل ترکیبات را در درون‌یاخته معلوم کرد و به‌وسیله‌ی میکروسکوپ محل‌هایی را که روی فیلم عکاسی تحت تأثیر قرار گرفته‌اند مشاهده نمود.

مثلاً کروموزوم‌های غول‌پیکر در غدد بزاقی مگس سرکه[1] (مگس میوه) شامل برجستگی‌هایی هستند که ناحیه‌ی فعال کروموزوم، یعنی محل ساخت RNA را نشان می‌دهند. برای نشان دادن این برجستگی‌ها، به حشره یکی از مواد اولیه سازنده‌ی RNA را که رادیواکتیو است تزریق می‌کنیم. پس از مدتی، کروموزوم‌های غول‌پیکر را استخراج کرده و در تماس با یک فیلم عکاسی قرار می‌دهیم. مشاهده می‌شود که دانه‌های سیاهی در سطح برجستگی‌ها روی فیلم عکاسی ظاهر می‌شود (شکل ۳-۱)، این دانه‌ها مولکول‌های RNAی رادیواکتیو هستند که از ماده‌ی اولیه مشتق شده‌اند. وجود دانه‌ها یا لکه‌های سیاه بر صفحه‌ی حساس عکاسی که نتیجه‌ی تجزیه‌ی نمک نقره به فلز نقره است نشان‌دهنده‌ی گذشتن پرتوهای رادیواکتیو از ماده‌ی مورد مطالعه و رسیدن آن به صفحه‌ی عکاسی است. امروزه از این روش برای شناختن ساختار دقیق یاخته استفاده می‌شود.



شکل ۳-۱. بخشی از کروموزوم غول‌پیکر.

خودآزمایی ۳-۱

۱. برای کارهای آزمایشگاهی میکروسکوپ یک چشمی مناسب‌تر است و یا دوچشمی؟
۲. چه عاملی سبب افزایش ضریب انکسار نور در ساختارهای یاخته‌ای می‌شود؟
۳. منبع نور در میکروسکوپ‌های فرابنفش و فلوئورسانس چیست؟
۴. فلوئورسنت و پدیده‌ی فلوئورسانس را تعریف کنید.
۵. چه مکانیسمی در استرئومیکروسکوپ سبب می‌شود که جسم سه‌بعدی به‌نظر رسد؟

1. Drosophila

۶. توانایی تفکیک میکروسکوپ الکترونی چه‌قدر است؟
۷. منبع نور در میکروسکوپ الکترونی چیست؟ و چگونه تولید می‌شود؟
۸. میکروسینماتوگرافی چیست؟
۹. اوتورادیوگرافی چیست؟

آماده‌سازی نمونه

برای مطالعه‌ی نمونه‌ی زیستی با هر یک از میکروسکوپ‌های نوری یا الکترونی، باید یک‌سری تدارکات لازم مانند ثابت کردن، قالب‌گیری، برش‌گیری و چسباندن برش‌ها روی لام انجام شود[1].

ثابت کردن

برای ثابت کردن یاخته‌ها، از ثابت‌کننده‌ها استفاده می‌شود. ثابت‌کننده‌ها موادی شیمیایی هستند که ساختارهای درونی‌ـیاخته را به شکل اصلی خود نگاه می‌دارند، به‌طوری که رنگ‌آمیزی بعدی؛ این ساختارها را به‌صورتی که دریا وجود دارند آشکار می‌سازد و فقط کمی ذرات مصنوعی در یاخته مشاهده می‌شود. ماده‌ی ثابت‌کننده ممکن است اسید (مانند اسید استیک) یا حلالی الی (مانند: الکل یا استون) و یا مواد محلول در آب (مانند فرم‌الدئید) باشد. برای مطالعه‌ی هر اندامک یا هر ماده‌ی درون‌یاخته‌ای از ثابت‌کننده‌ی ویژه و مناسبی استفاده می‌شود. مثلاً برای مطالعه‌ی هسته و کروموزوم‌ها، اکثراً ثابت‌کننده‌های اسیدی را به‌کار می‌برند و برای مطالعه‌ی فعالیت آنزیم‌ها از استون، فرم‌الدئید و گلوتارالدئید که تخریب جزئی ایجاد می‌کنند و بعضی سیستم‌های آنزیمی را حفظ می‌کنند استفاده می‌شود.

بعضی از ثابت‌کننده‌ها بین مولکول‌های پروتئین یاخته پیوندهای عرضی به‌وجود می‌آورند. به‌عنوان مثال، الدئید با گروه‌های امینه، کربوکسیل و اندول پروتئین واکنش نشان می‌دهد و سپس با مولکول‌های دیگر پروتئین پل‌های متیلن ایجاد می‌کند. این دو روش به‌صورت زیر انجام می‌گیرد:

---

۱. در میکروسکوپ نوری مراحل جداگانه‌ای مانند آب‌گیری بعد از ثابت کردن نمونه‌های مورد آزمایش و رنگ‌آمیزی بعد از مرحله‌ی برش‌گیری انجام می‌شود.

$$-\underset{\substack{|\\ H}}{N}-H + HCHO \longrightarrow NH.CH_2OH$$

گروه‌امینی فرم‌الدئید متیلول(methylol)

$$-NH.CH_2OH + -\underset{\substack{|\\ H}}{N}-H \longrightarrow -NH-CH_2-NH + H_2O$$

پیوند متیلن

گلوتارالدئید دو گروه الدئیدی دارد (HOC-CH2-CH2-CH2-COH) که می‌تواند با گروه‌های آمینه در دو مونومر پروتئین مجاور واکنش نشان می‌دهد. نمک‌های کُرُم[1] (مثلاً دی‌کرومات پتاسیم[2]) سبب اکسایش و پیوندهای کُرُمی بین پروتئین‌ها می‌شود. آنها همچنین به فسفولیپیدها می‌چسبند. کلرید مرکوریک[3] با گروه‌های سولفیدریل، کربوکسیل و امینه‌ی پروتئین‌ها عمل کرده پیوندهای مرکوری بین مولکول‌ها ایجاد می‌کند.

هنگامی که یک قطعه بافت را محلول ثابت‌کننده فرو می‌بریم، یاخته‌ها فوراً نمی‌میرند و مرگ ممکن است در اثر کمبود اکسیژن، تغییر غلظت یون‌های هیدروژن، و واکنش آنزیمی (اتولیز) صورت گیرد. با نفوذ ثابت‌کننده‌ها به درون بافت، یاخته‌های بیرونی که با تعداد بیش‌تری از مولکول‌های ثابت‌کننده در تماس‌اند، سریع‌تر از یاخته‌های درونی بافت ثابت می‌شوند. زیرا با نفوذ ثابت‌کننده به درون بافت تدریجاً از غلظت آن کاسته می‌شود. به همین دلیل هر بافت در غلظت معینی از ثابت‌کننده تثبیت می‌شود که بستگی به قدرت نفوذ ثابت‌کننده و رقت فرایند‌ه‌ی آن در اثر ترکیب با مایع یاخته‌ها دارد. نرخ نفوذ ثابت‌کننده همچنین به سد پروتئینی رسوب شده در محیط بافت بستگی دارد. به‌عنوان نمونه، با تتروکسید اُسمیوم[4]، رسوب خیلی کم است، به همین دلیل فقط قطعات بسیار نازک (به ضخامت ۰/۵ تا ۱ میلی‌متر) در محلول اُسمیوم ثابت می‌شوند.

ثابت‌کننده‌ها نیز ممکن است سبب استخراج مواد محلولی چون الکترولیت‌ها، قندهای محلول، و حتی بعضی از چربی‌ها شوند.

---

1. chromium
2. Potassium dichromate
3. Mercuric chloride
4. Osimium tetroxide

حفظ ساختار به‌وسیله‌ی ثابت‌کننده بستگی زیادی به میزان سازمان‌یافتگی در سطح مولکول‌های درشت دارد. در یک ساختار کاملاً سازمان یافته، مانند کروموزوم، میتوکندری، یا کلروپلاست، بسیاری از عوامل واکنشی، مولکول‌ها را به یکدیگر متصل نگاه می‌دارند، و عمل ثابت‌کننده سبب شکستن پیوندهای ساختاری آنها نمی‌شود. درحالی‌که نواحی کمتر سازمان‌یافته‌ی یاخته (مانند ماتریس سیتوپلاسمی) ساختار خود را در مقابل ثابت‌کننده‌ها بسیار دشوارتر حفظ می‌کنند، و احتمال تشکیل ذرات مصنوعی در آنها بیشتر است.

تتروکسید اُسمیوم و کاربرد آن در میکروسکوپ الکترونی ـ تتروکسید اُسمیوم (OSO_4) یکی از ثابت‌کننده‌هایی است که برای مشاهده‌ی ساختار یاخته با میکروسکوپ الکترونی به‌کار می‌رود. واکنشی که این ثابت‌کننده با لیپیدها دارد احتمالاً به دلیل پیوند دوتایی است که سبب تشکیل استرهای اسمیوم ناپایدار می‌شود. این استرها به نوبه خود به ذرات اکسیدها یا هیدروکسیدهای اسمیوم تجزیه می‌شوند. ثابت‌کننده سبب می‌شود که پروتئین ابتدا به ژل تبدیل شود و در مشاهده با میکروسکوپ الکترونی ساختار متجانسی نشان دهد. ژله شدن ممکن است با اکسایش بیشتر و محلول‌تر شدن بعضی فراورده‌ها دنبال شود.

تثبیت نمونه با اسمیوم، با به‌کار بردن محلول بافر در pH فیزیولوژیک (که فشار اسمزی را حفظ می‌کند)، افزودن یون‌های کلسیم، و تثبیت دما در صفر درجه انجام می‌گیرد:

انجماد و خشک‌کردن[1] ـ در این روش، بافت‌ها سریع منجمد می‌شوند، و این عمل با آبگیری در ظرف خالی از هوا در دمای پایین صورت می‌گیرد. انجماد به این طریق انجام می‌گیرد که قطعات کوچکی از بافت را در حمامی از نیتروژن مایع در دمای ۱۶۰- تا ۱۹۰- درجه فرو می‌برند. سپس در هلیوم مایع در دمای صفر درجه (کلوین[2]) تثبیت می‌کنند. بافت‌ها در یک هواکش در دمای ۳۰- تا ۴۰- درجه خشک می‌شوند. تحت این شرایط، یخ موجود در بافت به‌سرعت و مستقیماً به گاز تبدیل می‌شود و آبگیری صورت می‌گیرد.

این روش امتیازات زیادی دارد: بافت آب نمی‌رود (جمع نمی‌شود) با ثابت شدن

---

1. Freeze - drying
2. Kelvin

در تمام مدت یکنواخت است؛ مواد محلول خارج نمی‌شوند؛ ترکیبات شیمیایی بدون تغییر باقی می‌مانند؛ و به‌طور کلی ساختارها با تغییرات بسیار کمی حفظ می‌شوند. به‌علاوه، ثابت شدن آن قدر سریع انجام می‌شود که عمل یاخته در لحظه‌ی حساس می‌تواند متوقف شود، مانند زمانی که یاخته‌های کلیه در حال بیرون ریختن ماده‌ی رنگین‌اند.

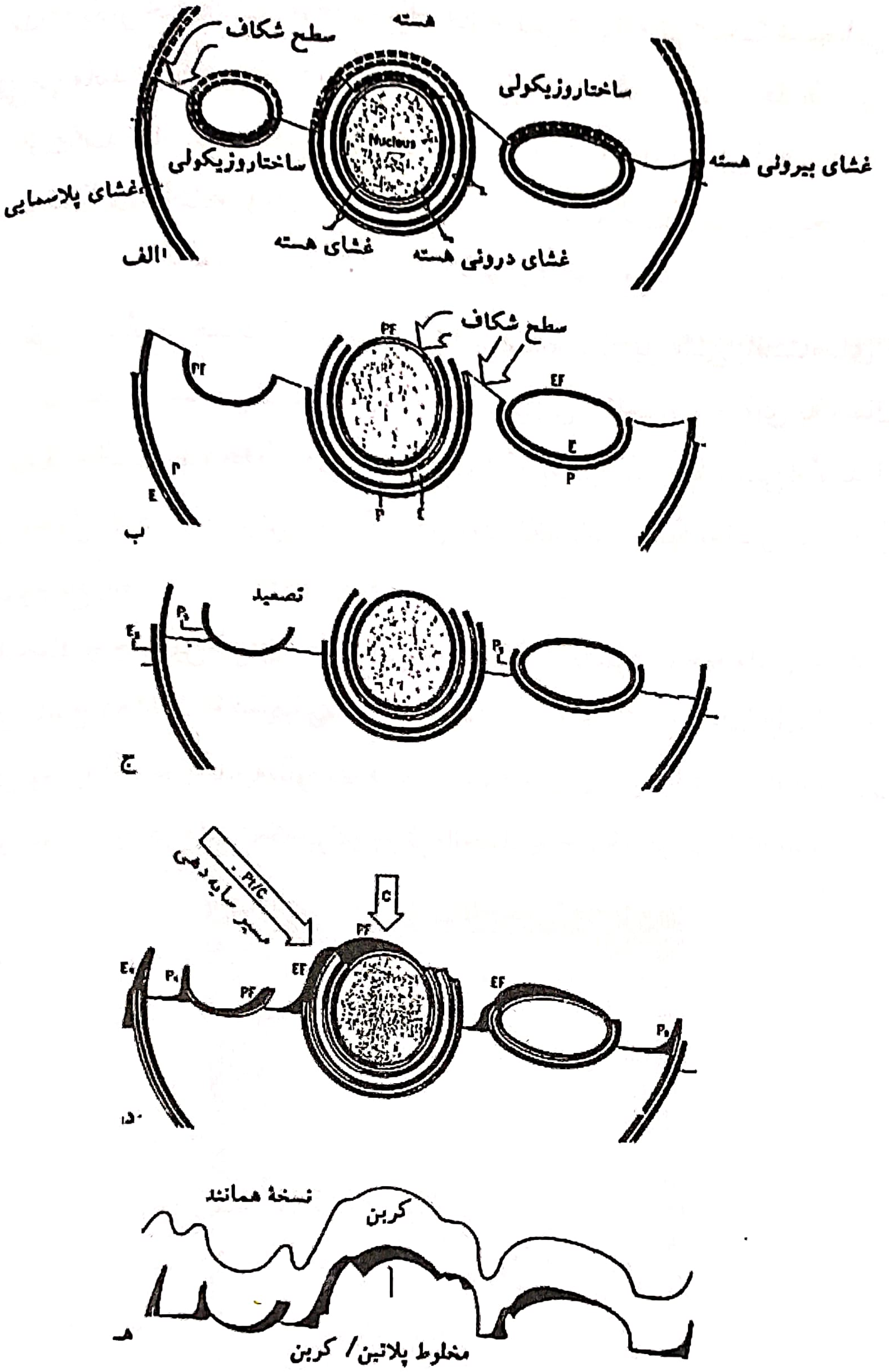
روش انجماد و خشک کردن به‌عنوان واسطه بین بررسی بافت‌های تازه و تثبیت‌شده در نظر گرفته می‌شود، چون ساختار بسیاری از اجزاء یاخته‌ای به همان شکل محلول مانند حالت زنده حفظ می‌شوند. از آنجا که بعضی یاخته‌ها می‌توانند انجماد سریع را تحمل کنند، این روش معمولاً برای زنده نگاه‌داشتن آنها به‌کار برده می‌شود (مثلاً اسپرم یخ‌زده).

انجماد و جانشین کردن[1] ـ در این روش، بافت به‌سرعت منجمد می‌شود و سپس در دمای پایین (۲۰- تا ۶۰- درجه) در یک معرف (مانند اتانول، متانول، استون) که بلورهای یخ را آب می‌کند به‌صورت منجمد نگاه‌داری می‌شود. امتیازات این روش تا حدودی شبیه امتیازاتی است که برای روش انجماد و خشک کردن گفته شد.



شکل ۳-۲. تصویر یاخته‌ی نوک ریشه‌ی پیاز که با استفاده از روش انجماد و سایه‌دهی تهیه شده است. هسته در بالای تصویر (NP منفذ هسته، NM غشای هسته) و شبکه‌ی آندوپلاسمی (ER) در سیتوپلاسم مشاهده می‌شود.

1. Freeze - fracture



شکل ۳-۳. مراحل «انجماد و خردکردن» و «انجماد و سایه‌دهی».

انجماد و سایه‌دهی[1] ـ در این روش، نمونه‌ی منجمد شده در فرئون[2] فوق‌العاده

1. Freeze - etching
2. Freon

سرد را برش می‌دهند. برش دادن در این درجه از دما سبب پیدایش ترک‌ها و شکاف‌هایی در وجوه مختلف سطحی و درونی نمونه می‌گردد. سطح ترک برداشته با کربن و فلزی سنگین سایه‌دار می‌شود و لایه‌ای از کربن تصعید شده به‌عنوان محافظ روی سطح فلز قرار می‌گیرد. نمونه سایه‌دار با تأثیر مواد شیمیایی حل می‌شود و نسخه‌ی همانند کربنی و فلزی، توپولوژی (جای‌شناسی) نمونه را نشان می‌دهد (شکل ۳-۲). این نسخه‌ی همانند از مقطع جدا شده و در زیر میکروسکوپ الکترونی مشاهده می‌شود. شکل ۳-۳ مراحل «انجماد و خردکردن[1]» و «انجماد و سایه‌دهی» را نشان می‌دهد.

قالب‌گیری و برش‌گیری – برای مشاهده‌ی بافت‌ها، باید برش‌هایی از آنها تهیه کرد و برای تهیه برش اغلب از «میکروتوم‌های فریز شده»[2] که به‌وسیله‌ی دی‌اکسیدکربن مایع سرد شده‌اند استفاده می‌شود. این دستگاه از یک میکروتوم تشکیل شده است که در اتاقکی در دمای پایین قرار گرفته است. این دستگاه را کریوستات[3] می‌نامند که به آن می‌توان برش‌هایی از بافت‌های ثابت‌شده یا زنده برای اهداف سیتوشیمیایی تهیه کرد.

در این روش، بافت در ماده‌ای قرار می‌گیرد که استقامت مناسبی به برش می‌دهد. برای اینکه برش‌ها با میکروسکوپ نوری دیده شوند، معمولاً پارافین یا سلوئیدین[4] به‌کار برده می‌شود. بافت، پس از ثابت‌شدن، آبگیری می‌شود و سپس به مواد قالب‌گیری آغشته می‌گردد. این عمل نیاز به یک حلال واسط مناسب (مثلاً گزیلن[5] یا تولوئن[6] برای پارافین؛ اتانول، اتر برای سلوئیدین) دارد.

رنگ‌آمیزی و مکانیسم آن

رنگ‌هایی به‌نام رنگ‌های زیستی وجود دارند که یاخته را بدون آنکه کشته شود و یا فعالیت زیستی آن مختل گردد، رنگ می‌کنند. مهمترین رنگ‌های زیستی عبارت‌اند از قرمز خنثی[7] (که واکوئول‌ها را رنگ می‌کند)، سبزژانوس[1] و بنفش متیل[2] (برای

1. Freeze - fracture
2. Freezing microtomes
3. Cryostat
4. Celloidin
5. Xylene
6. Toluene
7. Neutral red

رنگ‌کردن میتوکندری‌ها)، بنفش داهلیا[3] (برای رنگ کردن هسته) و رودامین[4] (برای رنگ‌کردن کلروپلاست‌ها).

نوع رنگی که به‌کار می‌رود بستگی به بخشی از یاخته دارد که رنگ‌آمیزی آن مورد نظر است. وجود دزوکسی ریبونوکلئیک اسید (DNA) را می‌توان به‌وسیله‌ی رنگ فولگن[5] نشان داد. همچنین می‌توان با به‌کاربردن مخلوطی از سبزمتیل و رنگ‌های پیرونین[6]، DNA را که به رنگ سبز در می‌آید، از ریبونوکلئیک اسید (RNA) که بدان وابسته است و رنگ قرمز به خود می‌گیرد، تمیز داد.

دو نوع رنگ اسیدی (مانند ائوزین) و بازی (مانند آبی متیلن) وجود دارد. مکانیسم رنگ‌آمیزی بر اساس یونی شدن گروه‌های اسیدی یا بازی در پروتئین‌ها، پلی‌ساکاریدها و اسیدهای نوکلئیک است. رنگ‌آمیزی پروتئین در نقطه‌ی ایزوالکتریک حداقل است. پروتئین‌ها با رنگ‌های اسیدی زیر نقطه‌ی ایزوالکتریک، و با رنگ‌های بازی بالای نقطه‌ی ایزوالکتریک رنگ می‌گیرند. اسیدهای نوکلئیک به‌طور انتخابی در pH پایین رنگ می‌گیرند.

خودآزمایی ۳-۲

۱. نقش رنگ‌های زیستی چیست؟

۲. ثابت‌کننده‌ها چه موادی هستند و نقش آنها چیست؟

۳. چرا ثابت کردن یاخته سبب مرگ آن می‌شود؟

۴. ثابت‌کننده‌هایی را که برای مشاهده با میکروسکوپ الکترونی به‌کار می‌روند نام ببرید.

۵. انجماد و خشک کردن بافت چگونه انجام می‌گیرد؟

۶. منظور از انجماد و جانشینی چیست؟ این عمل به چه منظوری صورت می‌گیرد؟

ب) روش‌های زیست شیمیایی

با این روش‌ها می‌توان ساختار مولکول‌های زیستی و همچنین واکنش‌های

---

1. Green Janus
2. Methyl violet
3. Violet dahlia.
4. Rodamin
5. Feulgen
6. Pyronin

زیست‌شیمیایی موجود زنده را مطالعه کرد. این روش‌ها عبارت‌اند از: سانتریفوگاسیون[1]، کروماتوگرافی[2]، الکتروفورز[3]، اسپکتروفوتومتری[4] و استفاده از مواد رادیواکتیو.

سانتریفوگاسیون

این روش برای تفکیک مواد از یکدیگر و مطالعه‌ی خواص فیزیکی مولکول‌های درشت[5] مناسب است.

سانتریوفوژ دستگاهی است که به کمک نیروی یک موتور الکتریکی لوله‌هایی را دور یک محور عمودی با سرعتی قابل تنظیم می‌چرخاند. لوله‌های سانتریوفوژ محتوی محلول‌هایی به‌صورت سوسپانسیون[6] هستند و بنابراین ذرات معلق تحت تأثیر نیروی‌گریز از مرکز، که معمولاً چندین برابر نیروی جاذبه‌ی زمین است، قرار می‌گیرند و در ته لوله ته‌نشین می‌شوند. دستگاه‌هایی ساخته شده‌اند که نیروی‌گریز از مرکز آنها بیش از ۳۰۰۰۰۰ برابر نیروی جاذبه‌ی زمین (n = ۳۰۰۰۰۰ تعداد دور سانتریفوژ در دقیقه) است.

دستگاه‌هایی را که با آن بتوان نیروی گریز از مرکز متجاوز از g ۱۰۰۰۰۰ (g نیروی جاذبه‌ی زمین است) به‌دست آورد، اولتراسانتریفوگاسیون می‌نامند. دراین‌گونه دستگاه‌ها برای جلوگیری از گرم شدن دستگاه، محوطه‌ی گردش را در داخل یک محفظه‌ی سردشده و در خلأ قرار می‌دهند.

روش‌های سانتریفوگاسیون مختلفی در زیست شیمی مورد استفاده قرار می‌گیرد که عبارت‌اند از: سانتریفوگاسیون ساده، سانتریفوگاسیون منطقه‌ای[7] و سانتریفوگاسیون هم‌وزنی[8] (چگالی). در سانتریفوگاسیون ساده، ذرات معلق تحت تأثیر نیروی‌گریز از مرکز در ته لوله جمع می‌شوند. در سانتریفوگاسیون منطقه‌ای محلول حاوی ذرات معلق در محیطی که غلظت آن از پایین به بالای لوله به‌تدریج از تراکم بیشتر به تراکم کمتر

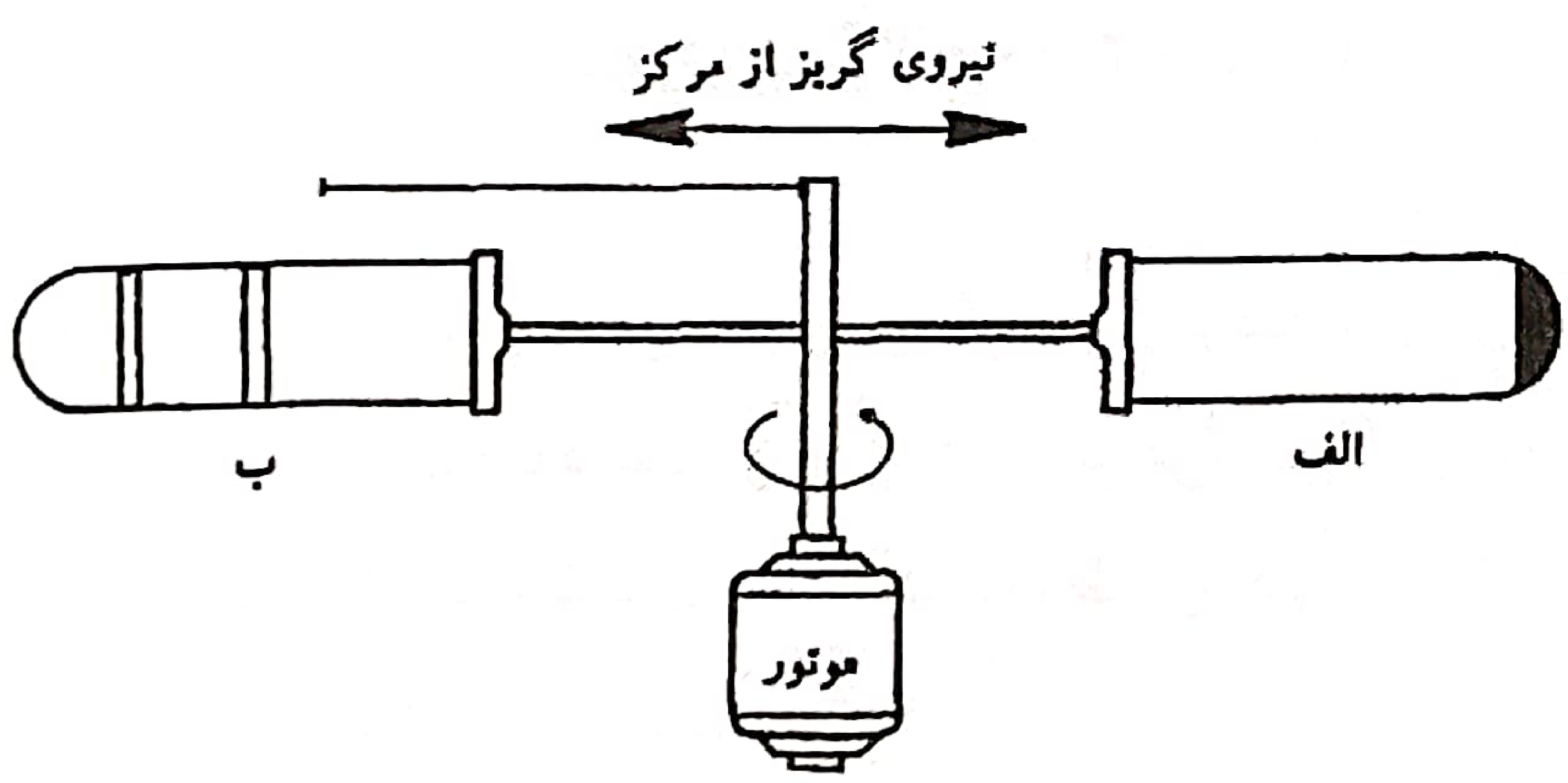
---

1. Centrifugation
2. Chromatography
3. Electrophoresis
4. Spectrophotometry
5. macromolecules

6. Suspension محلول حاوی ذرات معلق.

7. Zonal centrifugation
8. Isopicnic

کاهش می‌یابد (مانند ساکاروز) در مدت معینی سانتریفوژ می‌شود. ذرات با سرعت‌های متفاوت برحسب ضریب ته‌نشینی خود به طرف پایین لوله حرکت کرده نوارهای جداگانه پدید می‌آورند. نوارهای پدید آمده به علت وجود ساکاروز پایدار مانده از انتشار آنها به‌وسیله‌ی گرمای ایجاد شده بر اثر اصطکاک جلوگیری می‌شود. در سانتریفوگاسیون هم‌وزنی، محلول درون لوله‌ی سانتریفوژ حاوی ذرات معلقی است که از لحاظ چگالی با یکدیگر و همچنین با محلول کم و بیش متفاوت‌اند. در این حالت جدا شدن مواد گوناگون تابع چگالی آنهاست. ذرات معلق بر اثر نیروی گریز از مرکز، در ارتفاع خاصی از لوله‌ی سانتریفوژ (که در آن چگالی محلول برابر با چگالی آن ذرات است) قرار می‌گیرند. به این ترتیب نوارهایی از مواد مختلف تشکیل و ذرات گوناگون از یکدیگر جدا می‌شوند. شکل ۳-۴ دو نوع سانتریفوگاسیون منطقه‌ای و ساده را نشان می‌دهد.



شکل ۳-۴. دستگاه سانتریفوژ: الف) سانتریفوژ ساده، ب) سانتریفوژ منطقه‌ای.

کروماتوگرافی

از این روش، برای جداکردن اجزاء ترکیبات تشکیل‌دهنده‌ی یاخته به منظور مطالعات کمی و کیفی آنها استفاده می‌شود. تفکیک مواد مختلف بر این اساس است که انتشار ترکیبات مختلف بین دوفاز، یکی فاز متحرک (که ممکن است مایع یا گاز باشد) و دیگری فاز ثابت (که ممکن است جامد یا مایع و یا مخلوطی از هر دو باشد)، به‌طور متفاوت صورت می‌گیرد. هنگامی که مخلوطی از ترکیبات مختلف در فاز متحرک یا حلال حل می‌شود و این فاز از فاز ثابت عبور می‌کند، موادی که میل ترکیبی بیشتر با

فاز ثابت دارند دیرتر از آن جدا شده توسط حلال کندتر جابه‌جا می‌شوند.

متداول‌ترین روش‌های کروماتوگرافی عبارت‌اند از: کروماتوگرافی جذبی[1]، مانند کروماتوگرافی ستونی[2]، کروماتوگرافی به‌وسیله‌ی رزین‌های تعویض یون[3]، کروماتوگرافی براساس میل ترکیبی[4] و کروماتوگرافی تقسیمی[5].

۱. کروماتوگرافی جذبی

در این روش، برای فاز ثابت یا جامد می‌توان از موادی مانند کربنات کلسیم، سفادکس[6]، سیلیکات منیزیم و زغال به‌صورت پودر یا ژل استفاده کرد و فاز متحرک مایع یا حلال است.

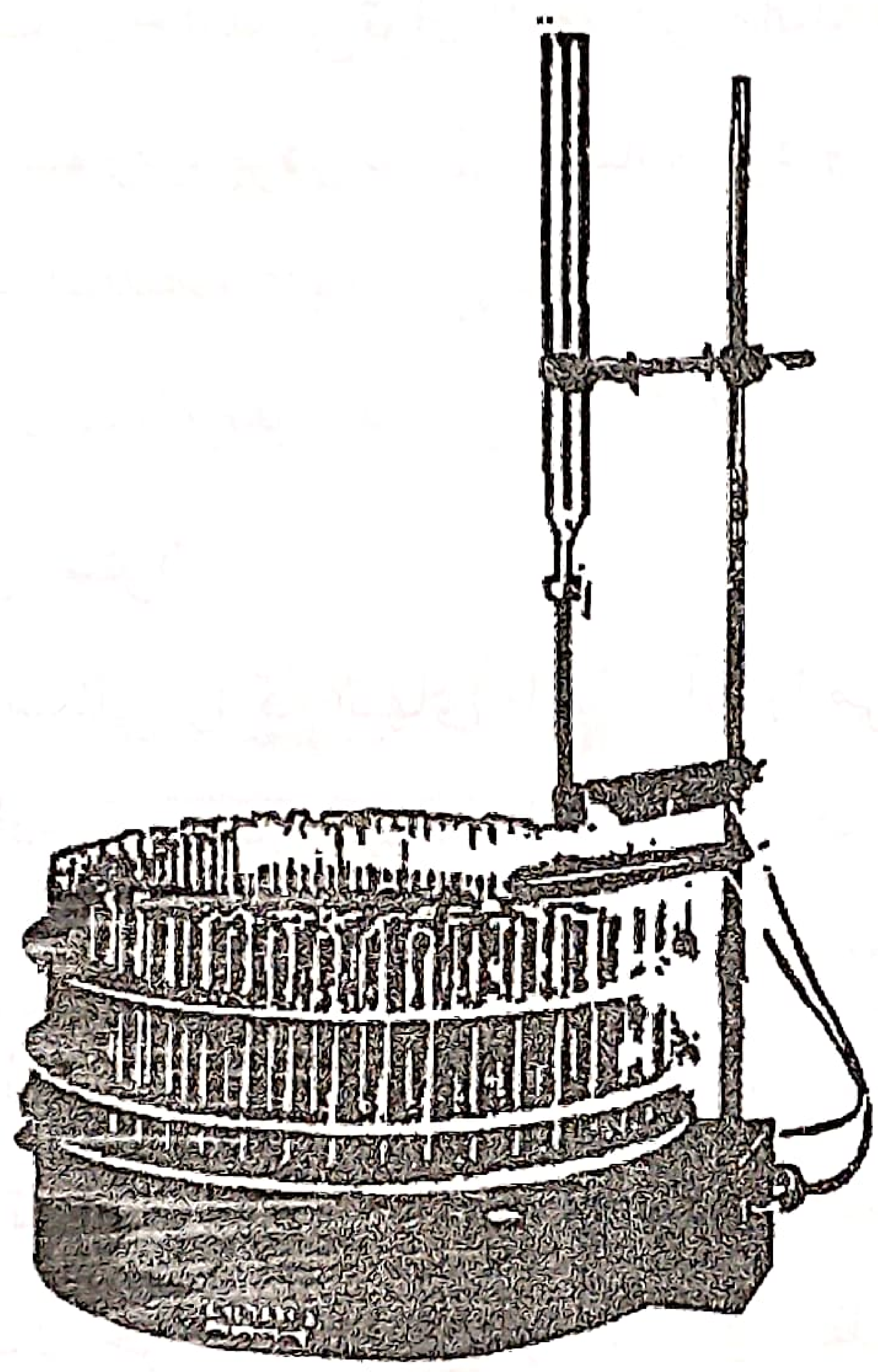
کروماتوگرافی جذبی روی ستون

لوله‌ی شیشه‌ای استوانه‌ای شکلی را که انتهای باریک آن را می‌توان به اختیار مسدود یا باز کرد انتخاب می‌کنیم. ماده‌ی جامدی (پودر یا ژل) را به‌صورت سوسپانسیون تهیه کرده و استوانه را از آن پر می‌کنیم، سپس مخلوط مورد مطالعه را از بالا به درون استوانه می‌ریزیم. اکنون یک محلول تامپون را، به‌نام محلول تفکیک‌کننده، به استوانه وارد می‌کنیم، این تامپون سبب تفکیک اجزاء مخلوط از ماده‌ی جامد استوانه شده و به طرف پایین حرکت می‌کند؛ سرعت حرکت تامپون را طوری تنظیم می‌کنیم که محلول به‌صورت قطراتی از انتهای باریک استوانه خارج شده و در زمان‌های معینی در لوله‌های جداگانه جمع‌آوری شود. جمع‌آوری محلول خارج‌شده از استوانه معمولاً توسط دستگاه خودکاری که آن را نمونه‌بردار[7] می‌نامند انجام می‌گیرد (شکل ۳-۵). این دستگاه دارای جایگاه متعدد برای قرار دادن لوله‌های آزمایش است، هر لوله‌ی آزمایش برای زمان معینی در زیر ستون قرار گرفته و پس از خاتمه‌ی این مدت معین، به‌طور خودکار صفحه‌ی دستگاه چرخیده و لوله‌ی دیگری را در زیر استوانه قرار می‌دهد. به این

---

1. Absorption chromatography
2. Column Chromatography
3. Resin exchange chromatography
4. Affinity chromatography
5. Partiion chromatography
6. Sephadex
7. Fraction Collector

ترتیب، پس از چند ساعت، ممکن است ده‌ها یا صدها لوله‌ی آزمایش حاوی اجزاء مخلوط نمونه‌برداری شود. مواد جامد گوناگون مانند الومین، فسفات تری‌کلسیک، سیلیس سیلیکات منیزیم و زغال به‌صورت پودر یا ژل برای کروماتوگرافی روی ستون مورد استفاده قرار می‌گیرند. این مواد می‌توانند ترکیبات شیمیایی مختلف را جذب کنند. معمولاً باید با تکرار چند آزمایش مختلف ماده‌ی جامد و همچنین محلول تفکیک‌کننده‌ی مناسب را برای مخلوط مورد مطالعه انتخاب کرد.



شکل ۳-۵. نمونه‌بردار خودکار.

۲. کروماتوگرافی به‌وسیله‌ی رزین‌های تعویض یونی

یک رزین (پلیمر جامد) را درنظر می‌گیریم که روی آن گروه‌های قابل یونی شدن کاتیونی و یا آنیونی به‌وسیله‌ی پیوند کووالان متصل شده‌اند. به‌وسیله‌ی این رزین می‌توان مواد قابل یونی شدن را از یکدیگر جدا کرد. این اجسام (رزین) در مرحله‌ی اول یونی شده و یون‌های مربوطه برحسب نوع رزین جانشین یک کاتیون (Na^+ یا K^+) و یا یک آنیون (Cl^- یا OH^-) می‌گردند که در حالت اول آنها را رزین‌های کاتیونی و در حالت دوم آنیونی می‌نامند. محلول تفکیک‌کننده از تامپونی ساخته شده که

می‌توانیم PH و یا غلظت آن را در طول زمان تغییر دهیم.

این تامپون حاوی یون‌های Na^+ یا OH^- است به‌طوری که عمل تعویض دوباره با یون‌های مخلوط مورد مطالعه که بر روی رزین پیوند شده بود انجام می‌گیرد و آنها را از رزین جدا می‌کند. اما این تعویض متناسب با pH یا غلظت محلول تفکیک‌کننده به‌تدریج انجام می‌گیرد. زیرا با تغییر pH تامپون، پیوند مواد مختلف با رزین ضعیف شده و از رزین جدا می‌شوند و در نتیجه یکایک اجزاء مخلوط با تامپون تفکیک‌کننده از استوانه خارج می‌شوند. اجزاء خارج شده با محلول تفکیک‌کننده یکی پس از دیگری در لوله‌های آزمایش که در دستگاه نمونه‌بردار خودکار قرار دارد جمع می‌شوند.

۳. کروماتوگرافی براساس میل ترکیبی

اگر در یک مخلوط یک آنزیم وجود داشته باشد و بخواهند آن را از مخلوط جداکنند، پودر بی‌اثری را انتخاب کرده و سوبسترای آن آنزیم را از طریق پیوند کووالان به آنزیم متصل می‌نمایند. سپس این پودر را وارد ستون کروماتوگرافی می‌کنند. پس از افزودن محلول حاوی آنزیم، مواد مختلف موجود در مخلوط که با ماده‌ی جامد میل ترکیبی ندارند از ستون خارج می‌شوند ولی آنزیم به سوبسترای خود می‌پیوندد. سپس محلول تفکیک‌کننده‌ای که حاوی یون‌های نمکی با غلظت زیاد است از استوانه عبور می‌دهند تا آنزیم را از سوبسترا جدا کرده و با خود از ستون خارج کند و آنزیم به‌صورت خالص به‌دست آید، به کمک این روش می‌توان مولکول‌های بزرگ را به‌سادگی از یک مخلوط جدا کرد و مورد بررسی قرار داد.

۴. کروماتوگرافی تقسیمی

الف) کروماتوگرافی به طریق صاف کردن روی ژل

فاز جامد عبارت است از پلیمرهای قندی به‌نام دکستران[1] که توسط ماده‌ای به‌نام اپی‌کلرهیدران به‌صورت پلیمر درآمده‌اند. این مولکول‌های پلیمر شامل مجاری بسیار باریکی است که قطر آنها برحسب غلظت اپی‌کلرهیدران متفاوت است. به کمک این فاز جامد می‌توان مولکول‌های یک مخلوط را برحسب درشتی و وزن مولکولی از یکدیگر

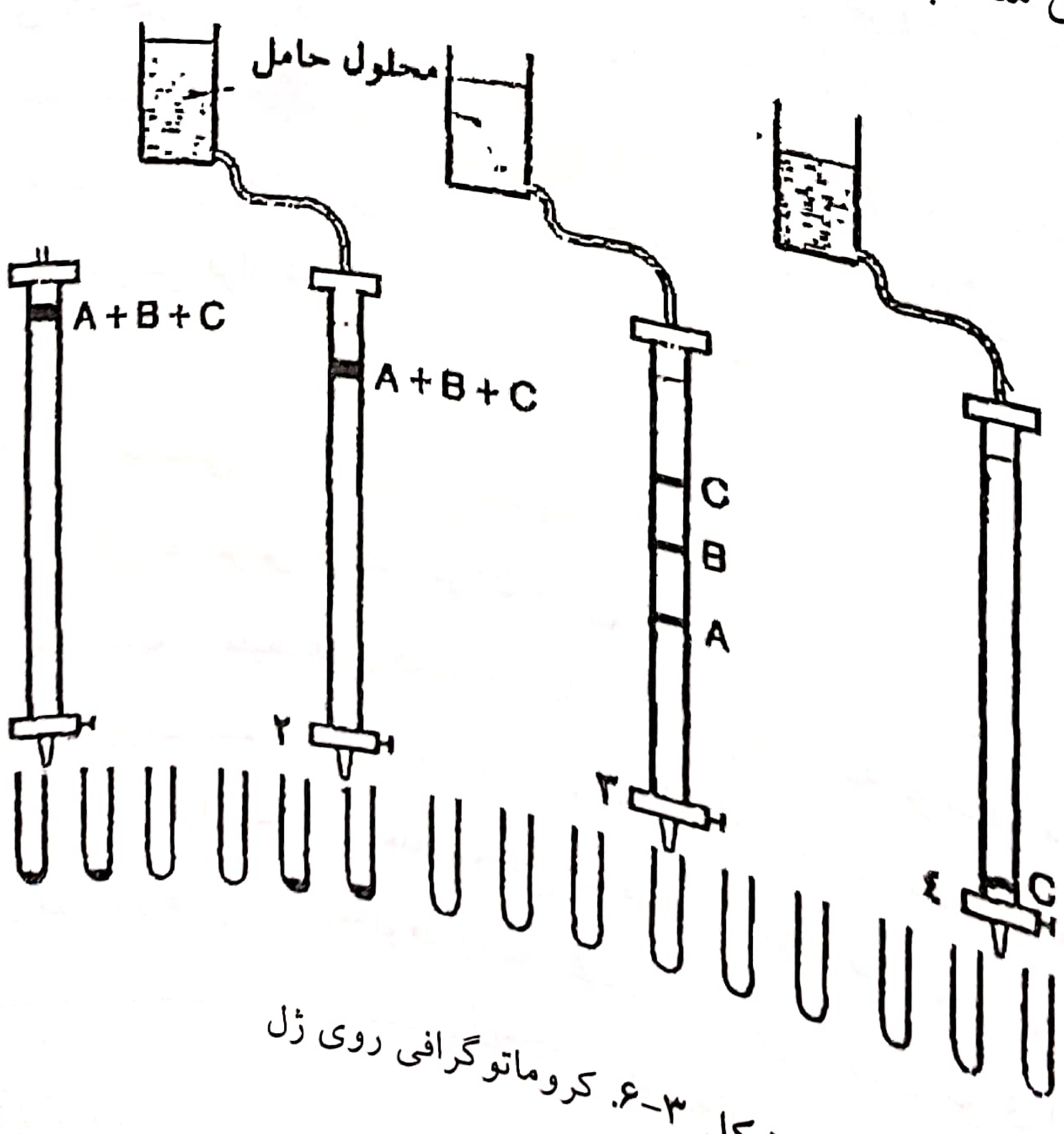
1. Dextran

جدا کرد. حال اگر مخلوطی حاوی مولکول‌های درشت و ریز را در استوانه‌ی حاوی فاز جامد فوق بریزیم و سپس محلول تفکیک‌کننده‌ی مناسبی را به استوانه‌ی وارد کنیم، مشاهده می‌شود که مولکول‌های بزرگ که نمی‌توانند وارد مجاری پلیمرها شوند با سرعت بیشتری از استوانه خارج می‌گردند. در صورتی که مولکول‌های کوچک کم و بیش وارد مجاری گردیده و این امر باعث می‌شود که مدت زمان بیشتری را برای عبور از استوانه صرف نمایند و بدین‌ترتیب حجم محلول تفکیک‌کننده‌ی به‌کار رفته برای خارج کردن مولکول‌های مختلف از استوانه، به‌طور معکوس متناسب با وزن مولکولی آنهاست. شکل ۳ـ۶ کروماتوگرافی روی ژل را نشان می‌دهد.

ب) کروماتوگرافی روی کاغذ

کروماتوگرافی روی کاغذ بر دو نوع است:

۱. کروماتوگرافی جذبی: مواد موجود در مخلوط مستقیماً و از طریق پیوندهای ضعیف در روی مولکول‌های سلولوز جذب می‌شوند. سپس این مواد به کمک تفکیک‌کننده‌ی مناسب جدا می‌شوند.



شکل ۳ـ۶. کروماتوگرافی روی ژل

۲. کروماتوگرافی تقسیمی: این نوع کروماتوگرافی نیز بر روی کاغذ انجام می‌گیرد ولی کاغذ مستقیماً در کروماتوگرافی شرکت نکرده و بعد از آغشته شدن به یک مایع، تنها نقش یک فاز ثابت را ایفا می‌کند. در این نوع کروماتوگرافی از اختلاف حلالیت مولکول‌ها در یک حلال آبی و یک حلال آلی استفاده می‌شود. هرگاه ماده‌ای واجد گروه‌های قطبی ($-SO_3H_2$, -OH, -NH2) بیشتری باشد، در آب نیز بیشتر محلول خواهد بود؛ و هرگاه ماده‌ای دارای گروه‌های آب‌گریز ($-CH_2-$, -CH = CH-) بیش‌تری باشد، در حلال‌های آلی بهتر حل می‌شود. از این تفاوت نسبی قابلیت حلالیت مواد مختلف در یک مخلوط استفاده کرده آنها را توسط کروماتوگرافی تقسیمی، بر روی کاغذ جدا می‌سازند. در این نوع کروماتوگرافی ابتدا کاغذ کروماتوگرافی (کروماتوگرام[1]) را مدتی در مخزن سربسته‌ای که هوای آن از بخار آب در دمای ثابتی اشباع شده است قرار می‌دهند (فاز ثابت). بدین‌ترتیب، پس از مدتی مولکول‌های آب روی کاغذ پیوند می‌شوند، یعنی ذرات کاغذ به آب آغشته می‌گردند. در این روش، مقدار کمی از مخلوط مورد مطالعه را در یک نقطه‌ی کناری کاغذ کروماتوگرافی قرار داده، کناره‌ی زیرین کاغذ را در داخل محلول تفکیک‌کننده (یک حلال آلی) که در داخل محفظه‌ی سربسته است جای می‌دهند. محلول تفکیک‌کننده‌ی به‌وسیله‌ی لوله‌های مویین کاغذ از پایین به بالای کاغذ حرکت می‌کند. پس از اینکه حلال آلی به یک سانتی‌متری لبه‌ی زیرین کاغذ رسید، آزمایش را قطع می‌کنند. پس از خشک کردن کاغذ، لکه‌ها را با استفاده از معرف‌های مناسب رنگی و با نور فرابنفش ظاهر و محل آنها را با مقایسه با یک مخلوط شناخته شده (استاندارد) شناسایی می‌کنند. در مواردی که تعداد اجزاء مخلوط مورد آزمایش زیاد باشد، از کروماتوگرافی دوبعدی استفاده می‌شود. یعنی پس از انجام کروماتوگرافی کاغذ را ۹۰ درجه چرخانده و کروماتوگرافی را این بار با محلول تفکیک‌کننده‌ی دیگر تکرار می‌کنند، نسبت پیش‌رفتگی ماده‌ی حل شده به پیش‌رفتگی حلال را در روی کاغذ پیش‌رفتگی نسبی یا «Rf»[2] می‌نامند که این مقدار در شرایط مساوی آزمایش، برای هر جسم شیمیایی ثابت است.

---

1. Chromatogram
2. rate of flow

الکتروفورز

هنگامی که مواد مختلف دارای بار الکتریکی در یک میدان الکتریکی قرار گیرند، به‌طرف قطب مثبت یا منفی حرکت می‌کنند. الکتروفورز معمولاً روی یک فاز جامد یا محیط مایع انجام می‌گیرد، فاز جامد ممکن است کاغذ یا نشاسته باشد، و اگر فاز مایع فقط یک محلول تامپون باشد، معمولاً ساکاروز به تامپون افزوده می‌شود که از انتشار مولکول‌ها در اثر گرما جلوگیری کند. نوع تامپون با درنظر گرفتن مخلوط موادی که منظور جداکردن آنهاست تعیین می‌شود.

با روش الکتروفورز می‌توان اسیدهای آمینه را به گروه‌های اسیدی ـ بازی و خنثی تقسیم کرد و سپس هرگروه را توسط کروماتوگرافی از یکدیگر جدا ساخت.

اسپکتروفتومتری[1] (طیف‌سنجی نوری)

از این روش به سه منظور استفاده می‌شود: الف) تعیین کمی مواد مختلف، ب) نشان دادن یک واکنش آنزیمی، ج) شناسایی یک ماده‌ی شیمیایی.

طیف‌سنجی نوری براساس عبور دادن نور از یک محلول رنگی و اندازه‌گیری مقدار نوری که جذب محلول می‌شود استوار است. در صورتی که محلول بی‌رنگ باشد. آن را توسط معرف مناسبی رنگی می‌کنند و یا از نور فرابنفش، که ترکیبات بی‌رنگ آن را در طول موج‌های مختلف (کمتر از ۳۵۰ نانومتر) جذب می‌کنند. استفاده می‌شود.

هرگاه نور تک‌رنگ[2] را از یک محلول رنگی عبور دهیم؛ در صورتی که این نور تک‌رنگ، دارای رنگ مکمل محلول رنگی باشد، برحسب غلظت محلول، تمام یا قسمتی از این نور به‌وسیله‌ی محلول جذب می‌شود. اگر I_0 شدت نور اولیه و I شدت نور خروجی پس از عبور از محلول باشد، رابطه‌ی زیر با استفاده از قوانین لامبر[3] و بیر[4] به‌دست می‌آید.

$$I = I_0 \times ۱۰^{-\varepsilon c l}$$

که در آن «ε» (ابسیلون) ضریب جذب نوری است که به ماهیت ماده‌ی مورد

---

1. Spectrophotometry
2. monochromatic
3. Lambert
4. Beer

مطالعه و طول موج به‌کار رفته وابسته است. «c» تراکم ماده‌ی مورد مطالعه در حالت محلول است و «L» ضخامت محلولی است که نور از آن عبور می‌کند. هرگاه «L» برابر یک سانتی‌متر و تراکم ماده‌ی مورد مطالعه (محلول) یک مولکول‌گرم در لیتر (مولار) باشد، در این حالت ε = OD می‌شود. بدین‌سان، با در دست داشتن «ε» و تعیین «OD»[1] یک محلول، به‌سادگی می‌توان غلظت ماده‌ی محلول را محاسبه نمود زیرا چگالی نوری (OD) مستقیماً متناسب با غلظت محلول است.

استفاده از مواد رادیواکتیو

امروزه، در پژوهش‌های زیست شیمیایی، دو نوع ایزوتوپ به‌کار می‌رود:

الف) ایزوتوپ‌های سنگین یا پایدار: در یک مولکول مورد مطالعه یک یا چند عنصر را توسط یکی از ایزوتوپ‌های سنگین آن که معمولاً در طبیعت به مقدار بسیار کم وجود دارد، مخلوط کرده و پس از افزودن این مخلوط به محیط مورد آزمایش، وجود ایزوتوپ سنگین را در مواد حاصل از آزمایش ردیابی می‌کنند. این عمل را توسط دستگاه «طیف‌نگار جرمی»[2] دنبال نموده و بدین‌ترتیب سرنوشت مولکول مورد مطالعه را از نظر کیفی و کمی بررسی می‌کنیم.

ب) ایزوتوپ‌های رادیواکتیو: این ایزوتوپ‌ها به‌وسیله‌ی راکتورهای اتمی تولید می‌شوند و سپس، ضمن سنتز ترکیبات شیمیایی، در ساختمان آنها وارد می‌گردند. با قرار دادن این مواد رادیواکتیو و محیط کشت یاخته می‌توان مولکول‌های مرکبی که با یک عنصر رادیواکتیو نشان‌دار شده‌اند تهیه کرد.

ایزوتوپ‌ها را می‌توان روی یک جاندار (در شرایط «طبیعی»[3]) و یا در محیطی که دارای اجزای یاخته‌ای است (در شرایط «آزمایشگاهی»[4]) به‌کار برد.

رادیوایزوتوپ‌ها در موارد زیر مورد استفاده قرار می‌گیرند:

۱. تعیین اسیدهای امینه‌ی تشکیل‌دهنده‌ی یک پروتئین،

۲. تعیین منشأ یک ماده،

۳. تعیین سنتز یک ماده به‌وسیله‌ی یک اندام.

---

۱. optical density: چگالی نوری.

2. Mass spectrography
3. in vivo
4. in vitro

۴. اُتورادیوگرافی.

خودآزمایی ۳-۳

۱. چه روشی برای تفکیک مواد از یکدیگر و مطالعه‌ی خواص فیزیکی مولکول‌های درشت مناسب است؟
۲. انواع سانتریفوگاسیون را نام ببرید.
۳. از چه روشی برای جداکردن اجزاء ترکیبات تشکیل‌دهنده‌ی یاخته استفاده می‌شود؟ انواع آنها را نام ببرید.
۴. انواع کروماتوگرافی را نام ببرید.
۵. برای تفکیک چه موادی می‌توان از روش الکتروفورز استفاده کرد؟
۶. سه هدف اصلی استفاده از روش طیف‌سنجی نوری چیست؟

ج) روش‌های فیزیولوژیکی

با استفاده از این روش می‌توان به طرز کار یاخته‌ها و ماده‌ی زنده پی برد. آزمایش‌ها را می‌توان روی بافت جداشده از یک اندام، یاخته‌های جداشده از یک بافت و بالاخره روی تک‌یاخته‌ای‌ها (باکتری‌ها، ویروس‌ها، مخمرها) انجام داد.

روش‌های مورد استفاده عبارت‌اند از: تهیه‌ی برش از یک بافت، جدا کردن اجزاء یاخته‌ای[۱]، روش‌های الکتروزیستی[۲]، کشت یاخته[۳] و تشریح میکروسکوپی[۴].

۱. تهیه برش از یک بافت: برش‌های نازکی از یک بافت تهیه می‌شود. این برش‌ها را در محیط تامپونی شبیه به محیطی که معمولاً این یاخته‌ها در آن رشد می‌کنند قرار می‌دهند و به این محیط یک ماده‌ی شیمیایی که می‌خواهند اثر آن را روی یاخته‌ها یا تحول این را به‌وسیله یاخته‌ها یا اثر آن را روی ترکیبات دیگر یاخته‌ای مطالعه کنند می‌افزایند.

۲. جدا کردن اجزاء یاخته‌ای: این روش شامل همگن‌سازی[5] یا از بین بردن

---

1. Cell fractionation
2. electrobiology
3. Cell culture
4. microsurgery
5. homogenization

غشاهای یاخته‌ای به‌وسیله‌ی روش‌های مختلف مکانیکی و شیمیایی است. در این عمل اجزاء یاخته‌ای برحسب جرم، سطح و چگالی جدا می‌شوند.

برای به‌دست آوردن محلول همگن از اندام مورد نظر، ابتدا آن را به قطعات کوچک تقسیم کرده و سپس در محیط تامپون مناسب له می‌کنند. له کردن قطعات معمولاً به‌وسیله‌ی دستگاهی به‌نام هموژنیزور[1] انجام می‌شود. با این عمل، غشای یاخته‌ای پاره شده و مواد و اجزاء درون‌یاخته بدون آنکه حالت طبیعی خود را از دست بدهند آزاد می‌شوند. بدین‌ترتیب یک محلول همگن[2] از غشا، اجزاء و مواد داخل یاخته‌ای به‌دست می‌آید (شکل ۳-۷). با سانتریفوژ کردن محلول، غشای یاخته‌ای و اجزاء درون آن، مانند هسته و میتوکندری و غیره، ته‌نشین می‌شوند و مایع‌رویی را مواد محلول می‌نامند. این مواد محلول، که عصاره‌ی یاخته‌ای نامیده می‌شود، شامل پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک، اسیدهای امینه،مواد کانی و غیره است.

اجزاء یاخته‌ای ته‌نشین شده با نیروی ثقل مختلف سانتریفوژ شده و بدین‌ترتیب از هم جدا می‌شوند. شکل ۳-۷ مراحل مختلف جداکردن اجزاء یاخته‌ای را نشان می‌دهد.

۳. روش‌های الکتروزیستی: یکی از فرایندهای زیستی یاخته‌های زنده، به‌ویژه یاخته‌های عصبی و ماهیچه‌ای، پدیده‌های الکتریکی آنهاست. غشای این یاخته‌ها، چه در حال آسایش و چه هنگام فعالیت و تحریک، دارای پتانسیل‌های الکتروزیستی است. برای ثبت و بررسی این پتانسیل‌ها، از روش‌های الکتروزیستی استفاده می‌شود. اساس این روش‌ها براین است که پتانسیل‌های زیستی را، که معمولاً بسیار ضعیف‌اند، تقویت کرده به‌صورت قابل ثبت و اندازه‌گیری درمی‌آورند. استفاده از الکتروکاردیوگراف برای ثبت پدیده‌ی الکتریکی قلب، و الکتروانسفالوگراف برای ثبت پدیده‌های الکتریکی مغز دو نمونه‌ی کاربردی از این روش‌هاست. برای ثبت پتانسیل زیست الکتریکی یاخته، از الکترودهای بسیار نازکی به‌نام میکروالکترود استفاده می‌کنند.

۴. کشت یاخته: با کشت یاخته‌های جانوری و گیاهی در خارج از بدن موجود زنده می‌توان یاخته‌های زنده را در شرایط بهینه مشاهده کرد. به‌علاوه، کشت یاخته

---

1. homogenizer
2. homogeneous

سیستم تجربی بسیار ساده‌تر از تمام بدن موجود زنده است که تحت شرایط کنترل شده‌ای مطالعه می‌شود.

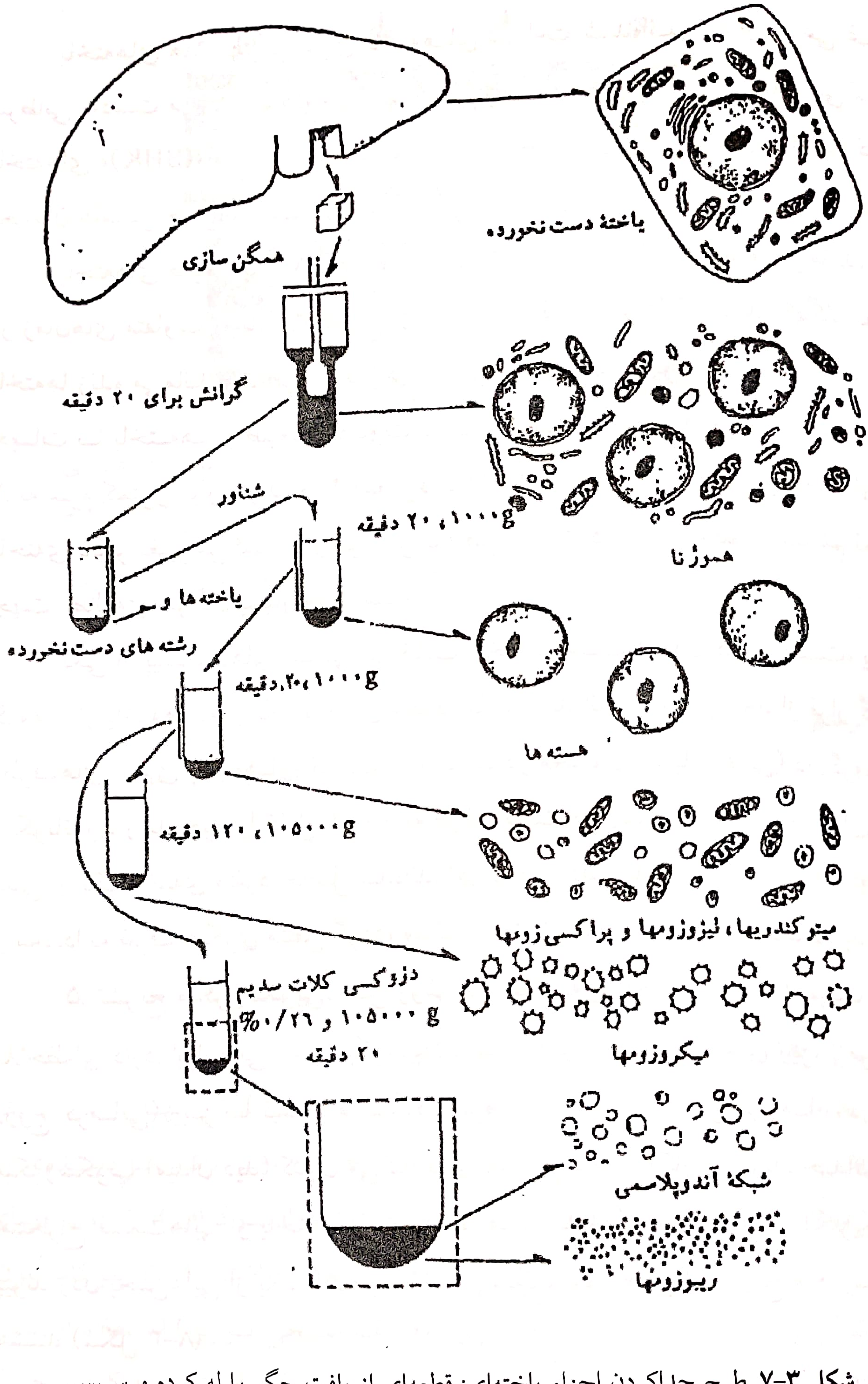
از سال ۱۹۱۲، که کارال[1] برای نخستین‌بار موفق به کشت بافت در خارج از محیط طبیعی خود و تکثیر آن در نَسل‌های پیاپی شد، پیشرفت‌های قابل ملاحظه‌ای در تکنیک کشت یاخته به‌وجود آمده است. در حال حاضر، این تکنیک‌ها نمایانگر مهم‌ترین روش‌های مطالعه‌ی مسائل اساسی در زیست‌شناسی یاخته است. هنگامی که کشت بافت مرسوم شده بود، در اوایل کار، بخش‌های کوچکی از بافت‌های مختلف (ترجیحاً بافت جنینی) را به محیط کشتی منتقل می‌کردند که از سرم خون و عصاره‌ی جنین و محلول نمک‌دار تشکیل شده بود. تهیه‌ی این محیط از نظر شیمیایی بسیار دشوار بود. تا اینکه در سال ۱۹۵۵، نخستین محیط کشتی که از نظر شیمیایی مشخص بود در دسترس قرار گرفت. در حال حاضر نیازهای غذایی یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص به‌خوبی شناخته شده‌اند و بیشتر آنها می‌توانند با افزایش درصد کمی از سرم به محیط کشت مصنوعی رشد کنند.

سه نوع اصلی کشت وجود دارد. کشت‌های اولیه، ثانویه و دودمانی[2]. کشت‌های اولیه آنهایی هستند که مستقیماً از بافت جانور به‌دست می‌آیند. بدین‌ترتیب که اندام موجود بدون آلودگی از بدن خارج شده به قطعات کوچکی بریده می‌شود و سپس به تریپسین آغشته می‌گردد. این آنزیم پروتئولیتیک توانایی جدا کردن یاخته‌های مجتمع و تبدیل آنها را به یاخته‌های منفرد دارد، بدون اینکه روی توانایی زیستی یاخته‌های اثر بگذارد. پس از انتقال یاخته‌ها به ظروف سترون و رشد در محیط کشت مناسب، می‌توان به آنها تریپسین افزود و مجدداً به محیط کشت تازه منتقل کرد. کشت اخیر را کشت ثانویه گویند.

نوع اصلی دیگر کشت، کشت یاخته‌ها به‌صورت دودمانی است. این یاخته‌ها با رشد طولانی در آزمایشگاه سازگارند. از انواع یاخته‌های مناسبی که به این طریق کشت می‌شوند می‌توان مواد زیر را نام برد.

---

1. Carrel
2. established cell line



شکل ۳-۷. طرح جداکردن اجزاء یاخته‌ای: قطعه‌ای از بافت جگر را له کرده و سپس در معرض یک‌سری اعمال سانتریفوژ با نیروی گرانش مختلف (در حال افزایش) قرار می‌دهیم. بدین‌ترتیب اجزاء یاخته از هم جدا می‌شوند.

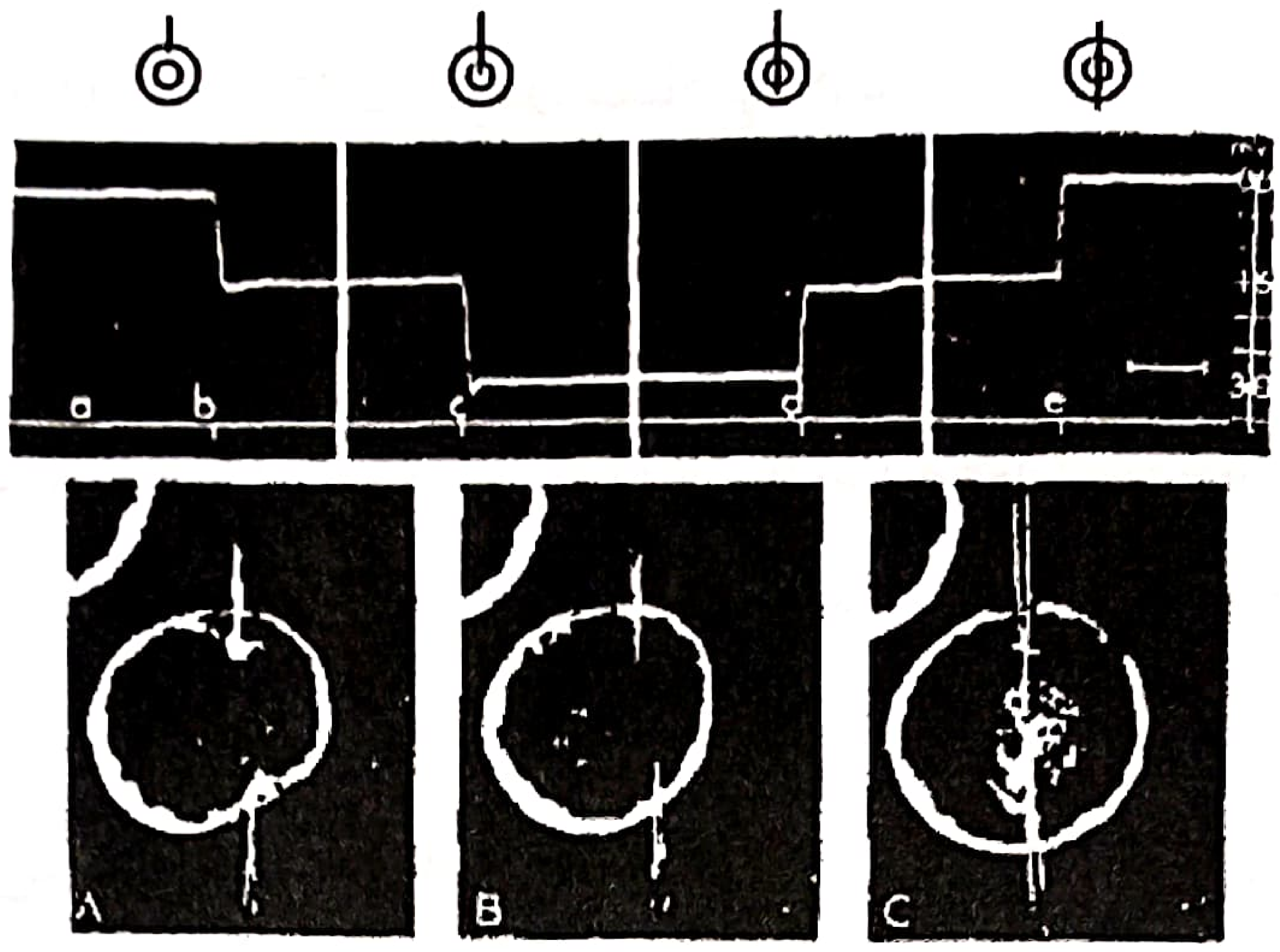
یاخته‌های هلا[1] بهترین سری یاخته‌های شناخته شده‌اند که از نوعی غده‌ی سرطانی به‌دست می‌آیند؛ یاخته‌های «L» و «3T3» که از جنین موش جدا می‌شوند، یاخته‌های «BHK» که از کلیه‌ی هامستر[2] بسیار جوان و یاخته‌های «CHO» که از تخمدان هامستر چینی به‌دست می‌آیند.

یاخته‌های طبیعی پستانداران به‌طور نامحدود در محیط کشت زنده نمی‌مانند، بلکه در زمان‌های متفاوت توانایی تقسیم را از دست می‌دهند و نهایتاً می‌میرند. گهگاه، بعضی یاخته‌ها زنده می‌مانند و به‌طور پایدار در کشت رشد می‌کنند. این یاخته‌ها از بسیاری جهات با یاخته‌های طبیعی تفاوت دارند: ۱. تنگاتنگ یکدیگر رشد می‌کنند، ۲. به سرم کمتری نیاز دارند، و ۳. «معمولاً تعداد کروموزوم‌های آنها از یاخته‌ای به یاخته‌ی دیگر تغییر می‌کند». با وجود این نواقص، کشت دودمانی به‌عنوان سیستم نمونه جهت مطالعه‌ی سرطان بسیار مفید است.

یکی از پیشرفت‌های اساسی در کشت یاخته به‌دست آوردن کلنی است، یعنی گروهی از یاخته‌ها که از یک یاخته‌ی منفرد حاصل شده‌اند، چند روز بعد از قرار گرفتن (طرف‌های حاوی یاخته‌های کشت داده شده در محلول بسیار رقیق) در گرمخانه (انکوباتور)، رشد خود را کامل کرده و به ظرف کشت می‌چسبند. همه‌ی یاخته‌های این کلنی از یک یاخته‌ی منفرد حاصل شده‌اند. اگر به این کلنی با دقت تریپسین افزوده شود و مجدداً به ظرف دیگری منتقل گردد، ممکن است تعداد زیادی یاخته به‌دست آید.

۵. تشریح میکروسکوپی: این روش در مطالعه‌ی یاخته‌ی زنده اهمیت قابل ملاحظه‌ای دارد. ابزارهایی مانند میکروپیپت، سوزن‌های ریز، الکترودهای ریز، ترموکوپل (زوج گرمایی) ریز با کمک دستگاه ویژه‌ای که حرکت این ابزارها را در زیر میکروسکوپ (میدان دید) کنترل می‌کند برای تشریح یاخته به‌کار می‌روند. جداکردن و استخراج قسمت‌هایی از یاخته یا بافت تزریق مواد، اندازه‌گیری متغیرهای الکتریکی و پیوند زدن بخش‌هایی از یک یاخته به یاخته‌ی دیگر، نمونه‌هایی از تشریح میکروسکوپی هستند (شکل ۳-۸).

---
1. Hella cells
2. hamster



شکل ۳-۸ تشریح میکروسکوپی برای مطالعه‌ی پتانسیل الکتریکی در غشای پلاسمایی هسته‌ی یاخته‌های غدد بزاقی دروزوفیلا: تصویر بالا. طرح نفوذ الکترودهای ریز را به داخل یاخته، همراه با غشا یا پتانسیل پایدار ثبت شده در هر وضعیت را نشان می‌دهد. تصویر پایین، عکس میکروگراف یاخته‌هایی است که دو الکترود ریز در آنها وارد شده است: الف) نفوذ در غشا، ب) نفوذ در سیتوپلاسم، ج) نفوذ در هسته.

خودآزمایی ۳-۴

۱. روش‌های فیزیولوژیکی برای مطالعه‌ی نقش یاخته و ماده‌ی زنده را نام ببرید.

۲. منظور از همگن‌سازی چیست؟ توضیح دهید.

۳. مکانیسم روش‌های الکتروزیستی چیست؟

۴. انواع کشت‌های یاخته‌ای را نام ببرید و کاربرد هر یک را بیان کنید.

خلاصه‌ی مطالب گفتار سوم

برای مطالعه‌ی یاخته و اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی آن و همچنین نقش آنها، از سه روش استفاده می‌شود: ۱. روش‌های مطالعه‌ی ساختار یاخته و اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی آن (روش‌های میکروسکوپی، میکروسینماتوگرافی و اتورادیوگرافی)، ۲. روش‌های زیست‌شیمیایی برای تعیین نوع ترکیبات شیمیایی یاخته (سانتریفوگاسیون، کروماتوگرافی، الکتروفورز، اسپکتروفترمتری، (طیف سنجی نوری) استفاده از مواد رادیواکتیو)؛ ۳. روش‌های فیزیولوژیکی (تهیه‌ی برش از یک بافت، جداکردن اجزاء یاخته‌ای، روش‌های الکتروزیستی، کشت یاخته و تشریح میکروسکوپی).

یاخته‌ها را می‌توان مستقیماً در نمونه‌های زنده بدون رنگ‌آمیزی یا پس از

رنگ‌آمیزی زیستی و یا بعد از ثابت کردن مشاهده کرد.

رنگ‌آمیزی یاخته سبب افزایش ضریب انکسار نور در آن می‌شود. لذا ساختارهای مختلف آن قابل تشخیص می‌شوند. رنگ‌های زیستی رنگ‌هایی هستند که یاخته را رنگ می‌کنند بدون آنکه فعالیت زیستی آن را مختل سازند. ثابت‌کننده‌ها موادی شیمیایی هستند که ساختارهای درونی یاخته را به شکل اصلی خود حفظ می‌کنند. مرگ یاخته در اثر ثابت‌کننده‌ها ممکن است به علت کمبود اکسیژن، تغییر غلظت یون‌های هیدروژن، و واکنش آنزیمی (اتولیز) باشد. برای هسته و کروموزوم ثابت‌کننده‌های اسیدی ترجیح داده می‌شوند. برای حفظ فعالیت آنزیم‌های ویژه، از استون و فرم‌آلدئید و گلوتارالدئید استفاده می‌شود (الدئیدها با گروه‌های امینه‌ی پروتئین‌ها واکنش می‌کنند و پیوندهای متیلنی تشکیل می‌دهند). گلوتارالدئید دو گروه الدئیدی دارد که می‌توان با پروتئین‌های مونومر مجاور واکنش نشان دهد. ثابت‌کننده‌ها از طریق پدیده‌ی انتشار نفوذ می‌کنند و درجه‌ای از تثبیت را ایجاد می‌نمایند. حفاظت ساختار یاخته بستگی به فشردگی تشکیلات ماکرومولکولی دارد. تتروکسید اسمیوم و گلوتارالدئید به‌طور وسیعی به‌عنوان ثابت‌کننده در مشاهده با میکروسکوپ الکترونی به‌کار می‌رود.

انجماد و خشک شدن عبارت است از یخ زدن سریع بافت و نتیروژن مایع (۱۶۰ـ تا ۱۹۰ ـ درجه)، که با آبگیری در ۳۰ تا ۴۰ درجه در خلأ دنبال می‌شود. در انجماد و جانشینی، آب بافت یخ‌زده به‌وسیله‌ی الکل یا استون حل می‌شود.

در فرایند انجماد و سایه‌دهی، نمونه‌ی منجمد شده در فرئون فوق‌العاده سرد را برش می‌دهند. برش دادن در این دما سبب پیدایش ترک‌ها در وجوه مختلف نمونه می‌شود. بعد از سایه‌دار کردن نمونه و حل آن به‌وسیله‌ی مواد شیمیایی، توپولوژی (جای‌شناسی) نمونه را به‌دست می‌آورند.

قالب‌گیری در پارافین یا سلوئیدین برای مطالعه با میکروسکوپ نوری به‌کار می‌رود. برش‌گیری بافت‌های قالب‌گیری شده به‌وسیله‌ی میکروتوم انجام می‌گیرد.

رنگ‌های سیتولوژیکی ممکن است بازی یا اسیدی باشند. مکانیسم رنگ‌آمیزی مبتنی بر یونی شدن گروه‌های اسیدی یا بازی در پروتئین‌ها، پلی‌ساکاریدها و اسیدهای نوکلئیک است. راه دیگر افزودن اختلاف ضریب انکسار به هنگام مشاهده‌ی یاخته، استفاده از شگردهای میکروسکوپی مختلف است. در میکروسکوپ زمینه تاریک

نمونه‌های مورد آزمایش از کنار روشن می‌شوند. میکروسکوپ اختلاف فاز، اختلاف‌های بسیار کم ضریب انکسار نور نمونه‌ها را افزایش می‌دهد. میکروسکوپ با پرتوهای فرابنفش توانایی تشخیص اجزاء یاخته‌ای را تا حد ۰/۶ میکرومتر افزایش می‌دهد.

منبع نور در میکروسکوپ‌های فرابنفش و فلوئورسانس، تابش‌های فرابنفش است. در میکروسکوپ‌های فلوئورسانس، علاوه بر تابش‌های فوق‌الذکر، پرتوهایی با طول موج نزدیک به این تابش‌ها نیز مورد استفاده قرار می‌گیرند.

بعضی مواد، هنگامی که در معرض پرتوهای فرابنفش قرار گیرند، نور غیرمرئی در آنها به نور مرئی تبدیل می‌شود. این گونه مواد را فلوئورسنت و خاصیت آنها را فلوئورسانس گویند.

در استرئومیکروسکوپ، به علت عمق زیاد زمینه و فاصله‌ی فراوان بین نمونه و عدسی شیئی، امکان مطالعه میکروسکوپی اشیای بزرگ و دست‌کاری آنها وجود دارد. در این میکروسکوپ سیستم‌های نوری طوری تنظیم شده‌اند که جسم سه‌بعدی به نظر می‌رسد.

توانایی تفکیک در میکروسکوپ الکترونی در حدود ۲ آنگستروم است. در این میکروسکوپ، از پرتوهای الکترونی به‌عنوان منبع نور استفاده می‌شود. این پرتوها از رشته‌ی سیمی از جنس تنگستن حاصل می‌شود.

میکروسینماتوگرافی ترکیبی از روش‌های میکروسکوپی و فیلم‌برداری است و برای دنبال کردن اعمال زیستی یاخته‌ی زنده به‌کار می‌رود.

استفاده از پرتوهای ایکس برای مطالعه‌ی یاخته براساس تفرق (پراش) پرتوهای ایکس به‌وسیله‌ی مواد سازنده‌ی ماده‌ی زنده و اثر آن بر صفحه‌ی عکاسی که در پشت آن قرار دارد استوار است.در روش اتورادیوگرافی از خاصیت اثر مواد رادیواکتیو در تماس با فیلم عکاسی استفاده می‌شود.

روش سانتریفوگاسیون برای تفکیک مواد از یکدیگر و مطالعه‌ی خواص فیزیکی مولکول‌های درشت به‌کار می‌رود. سانتریفوگاسیون به‌صورت‌های ساده، منطقه‌ای و هم‌وزنی صورت می‌گیرد.

روش کروماتوگرافی برای جداکردن اجزاء ترکیبات تشکیل‌دهنده‌ی یاخته به منظور مطالعات کمی و کیفی آنها صورت می‌گیرد. متداول‌ترین روش‌های کروماتوگرافی عبارت‌اند از: کروماتوگرافی جذبی‌ستونی، کروماتوگرافی به‌وسیله‌ی

رزین‌های تعویض یون، کروماتوگرافی بر اساس میل ترکیبی و کروماتوگرافی تقسیمی.

روش‌های فیزیولوژیکی برای مطالعه‌ی کار یاخته و ماده‌ی زنده عبارت‌اند از: تهیه‌ی برش از یک بافت، جداکردن اجزاء یاخته‌ای، روش‌های الکتروزیستی، کشت یاخته و تشریح میکروسکوپی.

اساس روش‌های الکتروزیستی تقویت پتانسیل‌های زیستی ضعیف به‌صورت قابل ثبت و اندازه‌گیری است. کشت یاخته، سیستم تجربی بسیار ساده‌تری از تمام بدن موجود زنده است که تحت شرایط کنترل شده‌ای مطالعه می‌شود. سه نوع اصلی کشت وجود دارد که عبارت‌اند از: کشت‌های اولیه، ثانویه و دودمانی. جداکردن و استخراج قسمت‌هایی از یاخته، تزریق مواد و پیوندزدن بخش‌هایی از یک یاخته به یاخته دیگر نمونه‌هایی از تشریح میکروسکوپی هستند.

خودآزمایی کلی گفتار سوم

۱. برای مطالعه‌ی یاخته به‌طور کلی از چه روش‌هایی استفاده می‌شود؟ انواع آنها را نام ببرید.

۲. سه روش ثابت کردن: انجماد و خشک‌کردن؛ انجماد و جانشینی؛ و انجماد و سایه‌دهی را با هم مقایسه کنید.

۳. امتیازات روش انجماد و خشک‌کردن به‌عنوان یک ثابت‌کننده چیست؟

۴. کویوستات چه دستگاهی است و نقش آن چیست؟

۵. عواملی که سبب افزایش ضریب انکسار نور در ساختارهای یاخته‌ای می‌شوند کدام‌اند؟

۶. تفاوت مکانیسم عمل میکروسکوپ زمینه تاریک با میکروسکوپ اختلاف فاز را بنویسید.

۷. برای چه نوع مطالعاتی از روش سانتریفوگاسیون استفاده می‌شود؟

۸. تفاوت اساسی دو روش کروماتوگرافی و سانتریفوگاسیون چیست؟

۹. سانتریفوگاسیون‌های ساده، منطقه‌ای و هم‌وزنی را با هم مقایسه کنید.

۱۰. سه نوع اصلی کشت‌های اولیه، ثانویه و دودمانی را با هم مقایسه کنید.

۱۱. روش جدا کردن اجزاء یاخته‌ای به چه منظوری صورت می‌گیرد؟ این روش را به اختصار شرح دهید.

گفتار چهارم

غشای سیتوپلاسمی

پیشگفتار

یاخته نیاز به غشا دارد، زیرا غشا به آن شکل می‌دهد و در ضمن ساختارهای درون‌یاخته‌ای را حجره‌بندی می‌کند. غشا جریان مواد به داخل و خارج یاخته را تنظیم می‌نماید. اطلاعات محیطی از طریق غشا به یاخته منتقل می‌گردد. چربی‌ها مهم‌ترین مواد شناخته شده در غشا هستند. ابتدا تصور بر این بود که لیپیدها تک‌لایه‌اند، سپس مشخص شد که دولایه‌ای هستند. هنگامی که پروتئین به‌عنوان ماده مهم غشا شناخته شد، مدل ساندویچی داوسون ـ دانیلی به‌عنوان اساس غشای واحد در نظر گرفته شد. اخیراً مدل موزائیک ـ سیال به‌عنوان پذیرفته‌ترین مدل مطرح است. براساس این مدل، پروتئین‌ها با گرایش‌هایی متفاوت نسبت به گروه آب‌گریز سطح درونی غشا، در دریایی از فسفولیپید شناورند. این پروتئین‌ها به‌صورت آنزیم، مولکول‌های انتقالی، ناقلین الکترون‌ها، و محل‌های گیرنده برای علایم شیمیایی مانند انتقال‌دهنده‌های جریان عصبی و هورمون‌ها عمل می‌کنند. بعضی از این پروتئین‌ها، گلیکوپروتئین با زنجیرهای کربوهیدرات‌اند که به‌طور متفاوت از سطح بیرونی غشا خارج می‌شوند.

در جانوران، غشاها به‌وسیله‌ی دسموزوم‌ها، پیوندهای محکم و پیوندهای فاصله‌دار به یکدیگر متصل می‌شوند. این اتصال به‌صورت چسبیدن، مهر و موم شدن و نقش‌های ارتباطی است. در یاخته‌های گیاهی، چنین ارتباطی وجود ندارد زیرا پیرامون یاخته را دیواره‌ای سخت و سلولوزی فراگرفته است. با این وجود، ارتباط بین‌یاخته‌ای

از طریق پلاسمودسم‌ها انجام می‌شود. پلاسمودسم‌ها یاخته‌های مجاور را از راه منافذ موجود در دیواره‌ی یاخته‌ای به هم متصل می‌کنند.

بیشتر یاخته‌ها نوعی مواد در سطح بیرونی غشا دارند که از نظر ساختاری و نقش، بخشی از یاخته به‌شمار می‌آیند؛ مانند پوشش یاخته‌ای و لایه‌ی مجزای پرزدار (در اطراف پوشش یاخته‌ای) که در یاخته‌های جانوری مشاهده می‌شود. در گیاهان و باکتری‌ها، دیواره‌ی یاخته‌ای وجود دارد که سبب حفاظت و سختی یاخته می‌شود.

یکی از نقش‌های غشای سیتوپلاسمی انتقال مواد است که از دو راه انجام می‌گیرد: ۱. جوش‌خوردگی غشاها، ۲. کانال‌های موجود در غشا.

هدف‌آموزشی کلی این گفتار آشنایی با ساختار و نقش اجزاء بیرونی یاخته است.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید، یعنی بتوانید:

۱. نقش‌های اساسی غشای سیتوپلاسمی را در رابطه با حجره‌بندی یاخته، ورود مواد به یاخته و خروج آنها از آن، شناسایی علایم و اطلاعات محیطی و نقش‌های ویژه شرح دهید.

۲. سیر تکاملی شکل‌گیری مدل‌های ساختار غشای سیتوپلاسمی و ویژگی‌های هر یک از مدل‌های اورتون و لانگ، گورتروگرندل، داوسون و دانیلی، رابرتسون، سینگر و نیکولسون را شرح دهید و شباهت‌ها و تفاوت‌های آنها را با یکدیگر مقایسه کنید.

۳. جزئیات ساختاری و ویژگی‌های غشای سیتوپلاسمی را براساس مدل موزائیک سیال و با توجه به جنبه‌های زیر توضیح دهید:

الف) مشخصات پروتئین‌های غشا و چگونگی رابطه‌ی آنها با فسفولیپید دولایه‌ای.

ب) نقش پروتئین‌ها در فعالیت‌های غشا و چگونگی جداسازی آنها.

ج) وجود عدم تقارن در ساختار غشا و نقش لیپیدها و پروتئین‌ها در این زمینه.

د) خاصیت سیال بودن غشا و چگونگی تنظیم آن.

۴. منشأ و چگونگی شکل‌گیری غشای سیتوپلاسمی و اجزاء آن را شرح دهید.

۵. ضرورت انتقال مواد از خلال غشای پلاسمایی و اهمیت تراوایی انتخابی آن را بیان

کنید.

۶. مکانیسم انتقال اسمزی در غشاهای پلاسمایی و چگونگی مقابله‌ی یاخته‌های گوناگون با ورود آب به درون‌یاخته (بحران اسمزی) را توضیح دهید.

۷. چگونگی ورود و خروج متابولیت‌ها از خلال غشای پلاسمایی از طریق جوش‌خوردگی غشاها و کانال‌های غشایی را توضیح دهید.

۸. مکانیسم ورود و خروج فعال و غیرفعال مواد از خلال کانال‌های هفت‌گانه‌ی غشای سیتوپلاسمی را شرح دهید و اهمیت این کانال‌ها را در زندگی یاخته بیان کنید.

۹. ساختار و نقش اجزاء سطحی یاخته (پوشش و دیواره‌ی) را توضیح دهید.

۱۰. ساختار و نقش انواع پیوندهای بین‌یاخته‌ای (دسموزوم‌ها، پیوندهای محکم، پیوندهای فاصله‌دار) را شرح دهید.

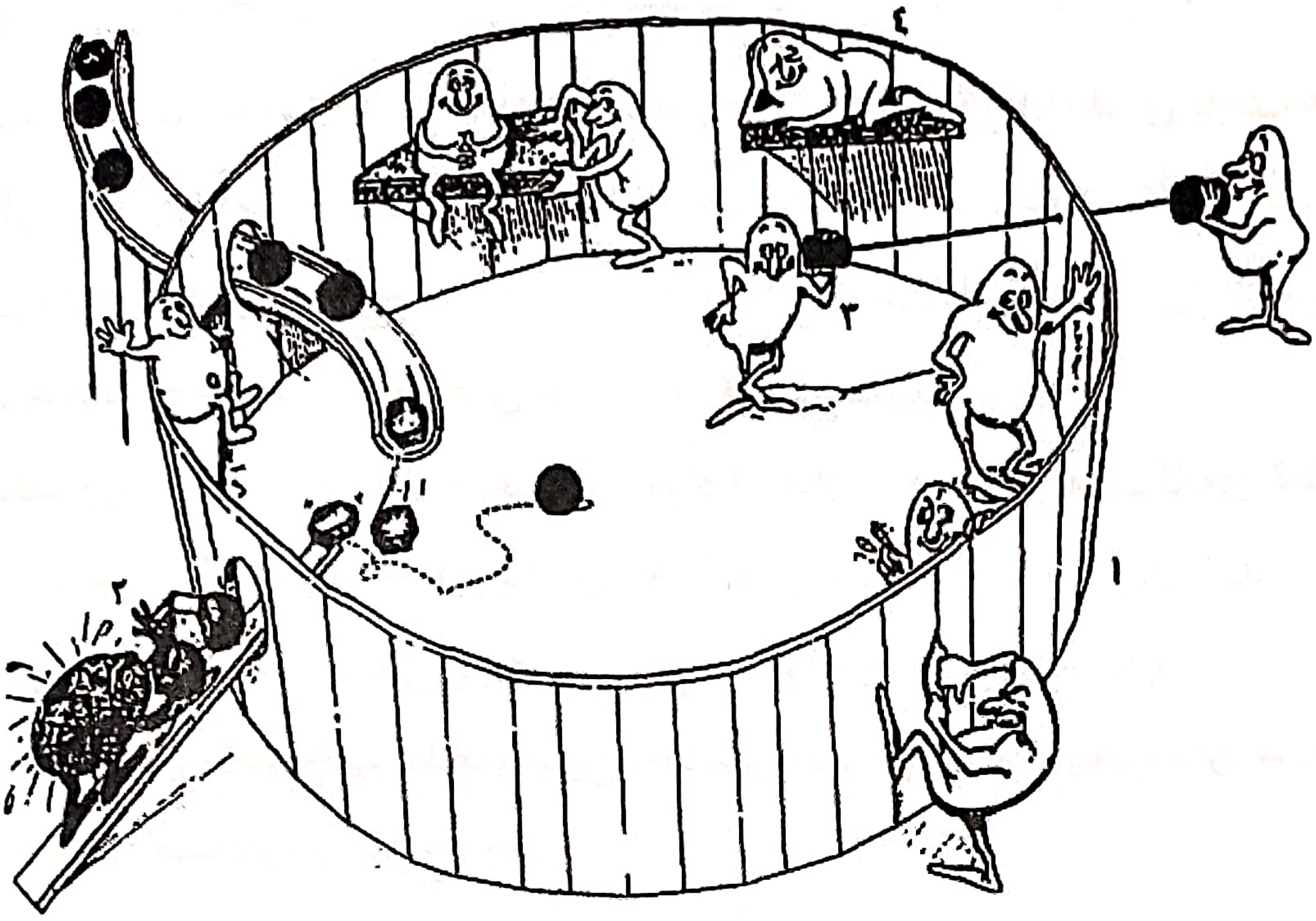
۱۱. واژه‌ها و اصطلاحات زیر را تعریف کنید و آنها را در توضیح مشخصات یاخته به‌درستی به‌کار برید:

آمفی‌پاتیک؛ انتشار؛ اسمز؛ فشارتورژسانس؛ هیپونیک؛ ایزوتونیک؛ هیپرتونیک؛ آندوسیتوز؛ اگزوسیتوز؛ پینوسیتوز؛ فاگوسیتوز؛ انتشار تسهیل‌شده؛ انتقال گروه؛ انتقال فعال؛ پیوندهای فاصله‌دار؛ کانال‌های جفت و جوری؛ دنباله‌ی نشاندار؛ میکروویلی؛ نیروی محرک پروتون؛ پلاسمودسم؛ گلیکوکالیکس.

یکی از ویژگی‌های اساسی همه‌ی یاخته‌ها وجود غشاست که به یاخته شکل می‌دهد و همه‌ی محتویات آن را دربر می‌گیرد.

اعمال غشای پلاسمایی

چرا وجود غشا لازم است؟ وجود غشا به علت چندین نقش کاملاً مشخص و مرتبط به هم لازم به نظر می‌رسد. چنانکه در شکل ۴ـ۱ ملاحظه می‌شود، غشا نقش‌های زیر را ایفا می‌کند: ۱. محدوده‌ی یاخته را تعیین و ساختارهای درونی آن را حجره‌بندی می‌کند؛ ۲. چگونگی ورود مواد به یاخته و خروج آنها از آن و همچنین محل این تبادلات را کنترل می‌کند؛ ۳. در شناسایی علائم خارجی نقش دارد؛ ۴. به‌عنوان محل اجرای نقش‌های ویژه‌ای به‌کار می‌رود.



شکل ۴-۱. نقش‌های غشا: ۱. مشخص کردن محدوده‌ی یاخته، ۲. کنترل ورود و خروج مواد به یاخته و از یاخته؛ ۳. تشخیص علائم خارجی؛ ۴. محل انجام نقش‌های ویژه.

یکی از نقش‌های غشا مشخص کردن محدوده‌ی یاخته و اندامک‌های آن است. جدا بودن بخش درونی یاخته از محیط پیرامون آن لازم به نظر می‌رسد تا مواد مطلوب مانند آنزیم، سوبسترا و کوآنزیم در داخل یاخته و مواد نامطلوب در خارج آن نگهداری شوند. به‌علاوه، یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص معمولاً حجره‌بندی شده‌اند، بنابراین انواع مختلف فعالیت‌ها می‌توانند در محل‌های کاملاً مشخص و مجزا صورت گیرند. غشای پلاسمایی مسئول دربرگیری کل یاخته است، درحالی‌که غشاهای مختلف درون‌یاخته‌ای نقش‌ها را (در یاخته‌ی واجد هسته‌ی مشخص) تقسیم‌بندی می‌کنند.

علاوه بر احاطه کردن یاخته و مواد درونی آن، غشا همچنین حرکت مواد را به داخل یاخته و خارج از آن کنترل می‌کند. مواد غذایی، یون‌ها، گازها، آب و مواد دیگر به‌وسیله‌ی یاخته جذب و فرآورده‌های مختلف و بیهوده از یاخته خارج می‌شوند. این نقش‌ها به علت تراوایی انتخابی غشا نسبت به مواد مختلف، امکان‌پذیرند. بعضی از اوقات ورود مواد خودبه‌خود صورت می‌گیرد و در مواقع دیگر این عمل باید با مصرف انرژی که معمولاً به‌وسیله ATP تولید می‌شود انجام گردد. بعضی مواد هم از طریق

آندوسیتوز و اگرزوسیتوز وارد یاخته و یا از آن خارج می‌شوند. در هر حالت، جذب کنترل شده‌ی انتخابی حالتی عادی است.

یاخته، اطلاعات را معمولاً به شکل علایم الکتریکی یا شیمیایی از محیط پیرامون خود می‌گیرد. چنین علایمی اغلب سبب تغییر طبیعت یا میزان فعالیت‌های یاخته‌ای می‌شوند. در حقیقت، همین اطلاعات و علایم هستند که با اثرگذاری بر یاخته سبب آغاز فرایندها و چرخه‌های فعالیت جدید در آن می‌شوند. از جمله این فرایندها می‌توان تقسیم یاخته و تمایز را نام برد.

در کشف این گونه علایم و ایجاد واکنش‌های مناسب غشای پلاسمایی نقش کلیدی را ایفا می‌کند. بعضی اوقات، علامت به داخل یاخته منتقل می‌شود و بر درون آن تأثیر می‌گذارد. گاهی نیز مولکول‌هایی که نمایانگر علامت نخستین‌اند، با چسبیدن به گیرنده‌های اختصاصی، روی غشای پلاسمایی و بیرون از یاخته باقی می‌مانند و علایم ثانوی را در داخل یاخته آزاد می‌سازند. بنابراین، محل‌های گیرنده روی غشای پلاسمایی به یاخته امکان می‌دهند تا علایم متفاوت شیمیایی ویژه‌ای را تشخیص داده و نسبت به آن واکنش‌های مناسب نشان دهد.

غشا نقش‌های ویژه‌ای دارد که با آنها همراه است، زیرا مولکول‌ها یا ساختارهای مسئول این نقش‌ها در داخل و یا روی آن قرار گرفته‌اند. یکی از بهترین راه‌های توصیف یک غشا در حقیقت توضیح آنزیم‌های اختصاصی، پروتئین‌های انتقالی، رنگ‌ها و مولکول‌های دیگر همراه با آن است.

تخصیص نقش‌های ویژه به غشا را می‌توان با نقش غشای داخلی میتوکندری و غشاهای تیلاکوئید در کلروپلاست در انتقال انرژی مثال زد. ارتباط‌های غشایی با مواد دیگر یاخته‌ای از جمله DNA، ریبوزوم‌ها و آنزیم‌های گوناگون در شبکه‌ی آندوپلاسمی، دستگاه گلژی و پراکسی زوم‌ها نیز شناخته شده‌اند. چنین آنزیم‌هایی در حقیقت به‌عنوان «نشانه» هنگام جداسازی این اندامک‌ها از سوسپانسیون یاخته‌های تخریب شده بسیار مفید به نظر می‌رسند.

همه‌ی نقش‌های غشا؛ حجره‌بندی، انتقال، تشخیص علایم و تعیین محل، به ترکیب شیمیایی و سیمای ساختاری غشاها بستگی دارد. حال براساس این عنوان‌ها

درباره‌ی غشا بحث می‌کنیم.

ساختار مولکولی غشای پلاسمایی

برای مطالعه‌ی ساختار مولکولی غشای پلاسمایی، جداکردن غشا لازم به نظر می‌رسد. این امر با استفاده از گویچه‌ی قرمز به‌سادگی حاصل می‌شود، زیرا گویچه‌های قرمز دارای ویژگی‌های زیرند:

۱. گویچه‌های قرمز خون به‌آسانی به‌دست می‌آیند و می‌توان آنها رااز خونی که مقداری ماده‌ی ضدانعقاد به آن افزوده شده است، به‌راحتی جدا کرد. برعکس سایر بافت‌ها که به‌وسیله‌ی ماده‌ی میان بافتی و یا پیوندهای بین‌یاخته‌ای ثابت نگاه داشته می‌شوند. گویچه‌های قرمز آزادند و در پلاسمای خون شناورند و از این‌رو تغییر شکل آنها به‌آسانی مشاهده می‌شود.

۲. حجم درونی گویچه‌های قرمز، در محلول‌هایی با غلظت‌های مختلف به‌سادگی تغییر می‌کند، از این‌رو در محلول‌های رقیق‌تر از غلظت نمک‌های خون (یا در غلظت‌های هیپوتیک) غشای پلاسمایی پاره می‌شود و عمل همولیز صورت می‌گیرد: هموگلوبین، که تقریباً تنها پروتئین عمده‌ی درون‌یاخته‌ای به‌شمار می‌آید، در محیط رها می‌شود و غشای پلاسمایی، که تنها غشای یاخته است، جدا می‌گردد.

۳. غشای گویچه‌های قرمز برای ترکیب با معرف‌های گوناگون آماده است این معرف‌ها به علت تراوایی غشا، به‌راحتی به درون‌یاخته راه می‌یابند و ازاین‌رو می‌توانند با مولکول‌های هر دو طرف غشا ارتباط برقرار کنند. لازم به توضیح است که در اثر همولیز، سوراخ‌هایی در غشای یاخته پدید می‌آیند و از طریق همین سوراخ‌هاست که هموگلوبین به خارج یاخته نشت می‌کند و سپس سوراخ‌ها به‌سرعت مرمت می‌شوند. در این صورت شبحی به‌دست می‌آید که درون آن تهی از مواد پروتئینی است و ازاین‌رو مدلی از غشا به‌دست می‌آید که برای بررسی ساختار آن بسیار مناسب به نظر می‌رسد.

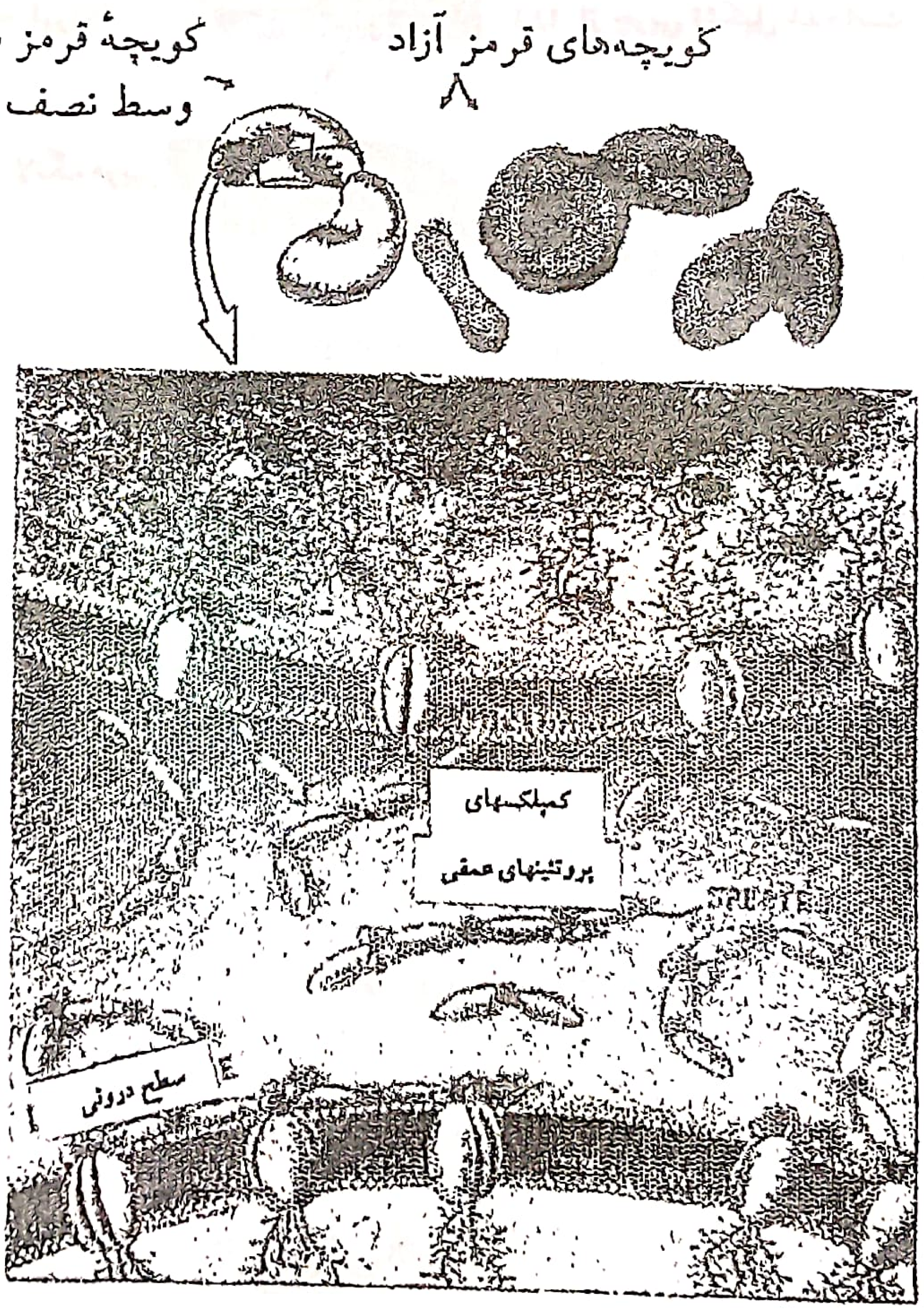
حال اگر این شبح را از وسط نصف کنیم، ساختار زیر در آن مشاهده می‌شود (شکل ۴-۲):

الف) غشا متشکل از دو لایه‌ی فسفولیپیدی نسبتاً ممتد است که پروتئین‌ها به‌صورت موزائیک در آن قرار گرفته‌اند.

ب) پروتئین‌های دیگری که نسبت به دو لایه‌ی لیپید محیطی هستند و در سطح داخلی قرار دارند. از مجموعه‌ی بندهای الف و ب نتیجه می‌شود که غشا تقارن مولکولی ندارد.

ج) عدم تقارن مولکولی غشا به‌وسیله‌ی زنجیرهای الیگوساکاریدهایی که فقط از سطح بیرونی آن خارج گشته‌اند بیشتر شده است.

غشای گویچه‌ی قرمز از ۵۲٪ پروتئین، ۴۰٪ لیپید و ۸٪ هیدرات کربن تشکیل شده است. الیگوساکاریدها بیشتر به پروتئین (گلیکوپروتئین) و کمتر به لیپیدها (گلیکولیپید) متصل شده‌اند. در دنباله‌ی مطلب، ابتدا مدل‌های مولکولی غشا را شرح می‌دهیم و سپس درباره‌ی ترکیبات آلی آن بحث می‌کنیم.

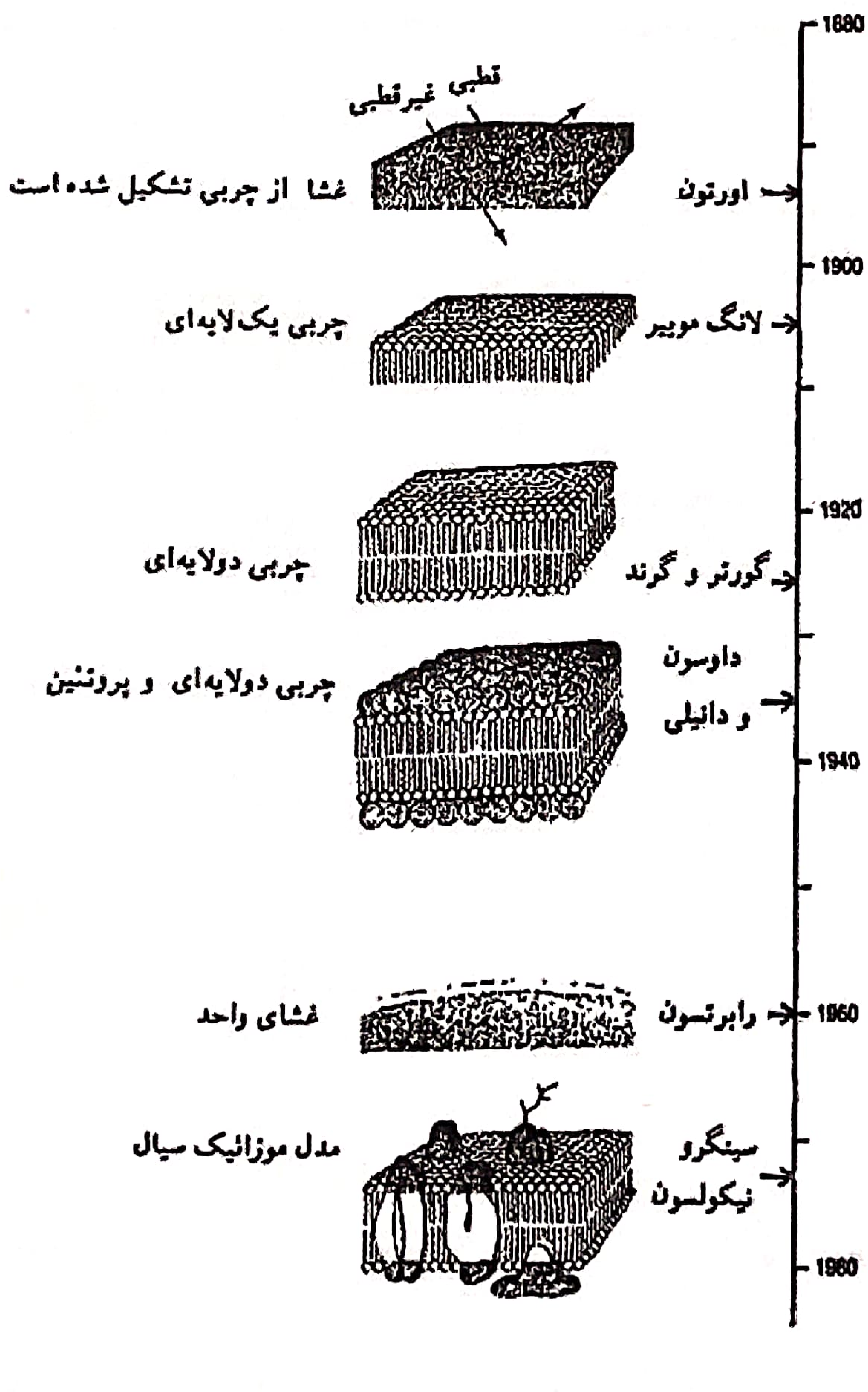


شکل ۴-۲. در این طرح یک گویچه‌ی قرمز شبح که از وسط نصف شده، نمایی از ساختار غشا براساس مدل موزائیک سیال را نشان می‌دهد. که پروتئین‌های عمقی با زنجیرهای الیگوساکاریدی که از سطح غشا بیرون آمده‌اند توجه کنید.

مدل‌های غشایی اورتون و لانگ مویبر (اهمیت لیپیدها)

غشاها ساختارهای بسیار ظریفی هستند که معمولاً فقط با میکروسکوپ الکترونی به‌خوبی دیده می‌شوند. بنابراین شگفت‌آور نیست که مطالعات پیشین که بر روی غشا انجام گرفته به‌طور غیرمستقیم و بدون استفاده از میکروسکوپ الکترونی بوده است (شکل ۴-۳ خلاصه‌ی تاریخچه‌ی مطالعه‌ی غشا را نشان می‌دهد).

اورتون[1]، در سال ۱۸۹۰، آگاهی داشت که یاخته‌ها به‌وسیله‌ی نوعی لایه‌ی تراوای انتخابی احاطه شده‌اند که فقط بعضی مواد را از خود عبور می‌دهند. دلیل او این بود که توانایی عبور مواد از غشا از بعضی جهت مربوط به تمایل شیمیایی ماده است و اگر وی به نوع این مواد دست یابد، می‌تواند ساختار غشا را مشخص کند.



شکل ۴-۳. جدول زمانی تفسیر غشا از نظر ساختاری و شیمیایی

1. Overton

اورتون با مطالعه‌ی یاخته‌های تارهای کشنده‌ی ریشه متوجه‌ی این نکته شد که مواد محلول در چربی، برعکس مواد محلول در آب، به‌سرعت به درونی یاخته نفوذ می‌کنند. او نتیجه گرفت که مواد محلول موجود در غشا به اسیدهای چرب نزدیک‌اند و حتی پیشنهاد کرد که چنین غشاهایی احتمالاً باید ترکیبی از کلسترول و لسیتین باشند.

لانگ مویبر[1] رفتار فسفولیپیدهای آمفی‌پاتیک[2] را با گستردن آن در سطح آب مطالعه کرد. سپس آنها را در بنزن ریخت. فسفولیپیدها در بنزن حل شدند، سپس مجموع را در سطح آب ریخت. مولکول‌ها فسفولیپید طوری آرایش یافتند که انتهای آبدوست آنها به طرف پایین، یعنی آب، و انتهای آب‌گریز آنها چسبیده به بنزن قرار گرفتند. با بخار شدن بنزن، مولکول‌ها به‌صورت یک لایه لیپید در سطح آب مستقر شدند، به‌طوری‌که سرهای آبدوست آنها در آب و دم‌های آب‌گریز آنها در هوا جای گرفتند. این لیپید یک لایه‌ای اساس تفکرات بیشتر درباره‌ی ساختار غشا در اوایل سال‌های قرن بیستم شد.

مدل گورتر و گرندل (لیپید دولایه‌ای)

گورتر[3] و گرندل[4] در سال ۱۹۲۵ با استفاده از روش تک‌لایه‌ای لانک موییر، سطح کلی لیپیدهای استخراج شده از گلبول‌های قرمز خون را به‌طور کمی اندازه گرفتند و متوجه شدند که این مقدار لیپید برای ساختن یک لایه‌ی دوتایی از مولکول‌های لیپید در تمام سطح هر یاخته کافی است.

گرندل و گورتر، با فرض ساختار دولایه‌ای لیپیدی غشا، چنین دلیل آوردند که برای زنجیرهای هیدروکربنی غیرقطبی در هر لایه، از نظر ترمودینامیکی بهتر است که به طرف داخل و دور از محیط آبگون در هر طرف غشا واقع شوند. در این صورت گروه‌های قطبی به طرف خارج، یعنی محیط مایع قرار می‌گیرند.

---

1. Langmuir

۲. amphipathic: حضور گروه‌های آب دوست و آب گریز در یک مولکول.

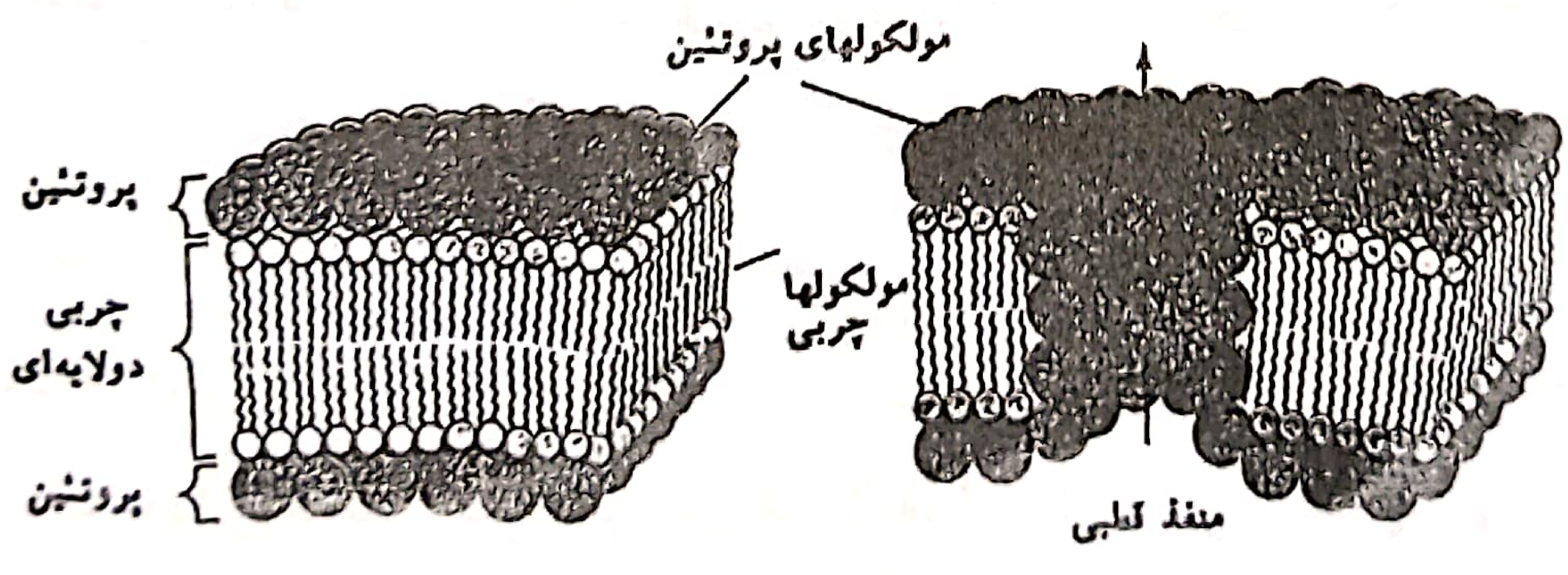
3. Gortor
4. Grendel

مدل داوسون و دانیلی (اهمیت پروتئین‌ها)

دانشمندان، پس از آزمایش طرح گورتر و گرندل، متوجه شدند که این طرح برای شرح همه‌ی مواد غشا کافی نیست؛ به عبارت دیگر، غشا فقط از لیپید تشکیل نشده است. زیرا در غشای طبیعی یاخته، برعکس غشای مصنوعی (متشکل از دو لایه‌ی فسفولیپید)، مقاومت الکتریکی و همچنین خاصیت تراوایی وجود دارد.

خاصیت تراوایی انتخابی غشا نسبت به مولکول‌های محلول نه تنها به حلالیت مواد محلول در لیپید بستگی دارد، بلکه به اندازه و بارالکتریکی و مولکول‌های محلول هم وابسته است. بدین جهت چنین نتیجه گرفته شد که مواد دیگری هم باید در غشا وجود داشته باشند. داوسون[1] و دانیلی[2]، در سال ۱۹۳۵، طرح ساندویچی غشا را ارائه دادند. در این طرح دو لایه لیپید به‌وسیله‌ی پروتئین از هر طرف پوشیده شده‌اند (شکل ۴-۴).

این مدل در سال ۱۹۵۴ اندکی تغییر کرد (شکل ۴-۴ ب). در این مدل، احتمال جاگرفتن پروتئین‌های آبدوست در میان دو لایه‌ی آب‌گریز داده شد. اهمیت برجسته‌ی این مدل در تشخیص عمومی اهمیت پروتئین‌ها در ساختار غشایی است. مدل ساندویچی داوسون ـ دانیلی اساس پژوهش‌های بعدی در ساختار غشا شد.



شکل ۴-۴. مدل ساختاری غشا، ارائه شده به‌وسیله‌ی داوسون ـ دانیلی: الف) مدل اصلی که در سال ۱۹۳۵ ارائه گردید. دو لایه‌ی فسفولیپید از دو طرف به‌وسیله‌ی یک لایه‌ی ممتد پروتئین پوشیده شده‌اند، ب) طرحی که در سال ۱۹۵۴ ارائه شد. در این طرح وجود کانال‌ها یا منافذ آبدوست در میان دو لایه‌ی لیپیدی ضروری به نظر رسیده است.

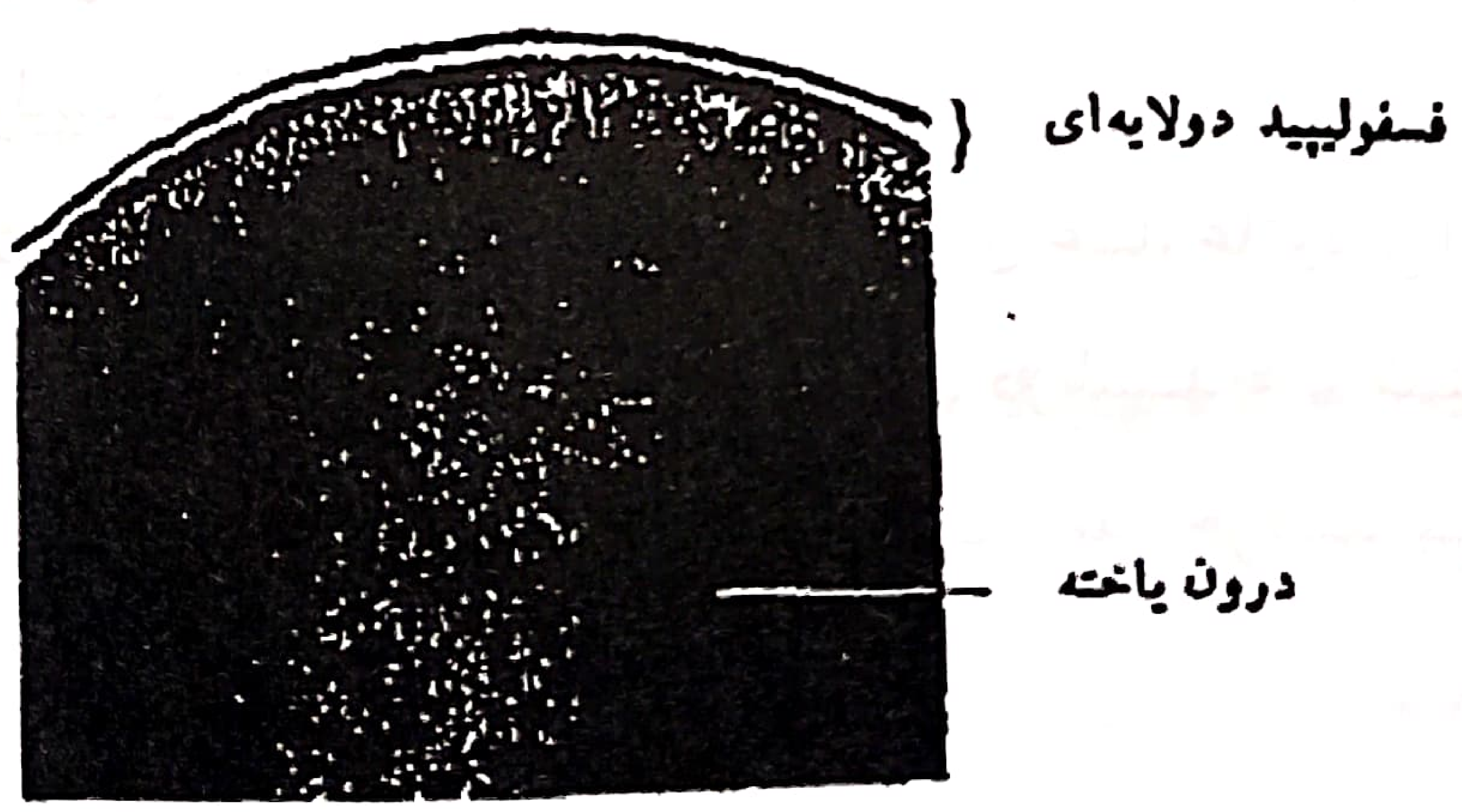
---

1. Davson
2. Danielli

مدل رابرتسون (مدل غشای واحد)

مدل داوسون ـ دانیلی در اصل مبتنی بر مشاهدات میکروسکوپی نبوده است. در سال ۱۹۵۰، مشاهده‌ی مستقیم انواع غشاهای زیستی به‌وسیله‌ی میکروسکوپ الکترونی صورت گرفت. نخستین بار، با استفاده از ثابت‌کننده‌ی پرمنگنات پتاسیم و سپس تتروکسیداسمیوم توانستند غشا را مشاهده کنند. در میکروگراف‌های الکترونی، غشاها از نیمرخ به‌صورت دو لایه‌ی متراکم تیره رنگ، هر یک به ضخامت ۲ نانومتر، دیده می‌شوند. این دو لایه به‌وسیله‌ی فضایی روشن به ضخامت ۳/۵ آنگستروم از یکدیگر جدا شده‌اند. ضخامت کلی غشا در حدود ۷/۵ نانومتر تخمین زده شده است. براساس این مشاهدات، رابرتسون[1] در سال ۱۹۵۹ مدل غشای واحد را ارائه داد. سیمای جالب این مدل سهولت بیان عدم تقارن غشا و در اصطلاح، تقارن در تعداد و نوع پروتئین‌های سطحی است.

حال ببینیم چگونه این مدل به‌وسیله‌ی مدل داوسون ـ دانیلی تفسیر می‌شود. دو لایه‌ی تیره معادل دو لایه‌ی پروتئین هستند که در مدل داوسون ـ دانیلی روی فسفولیپید قرار گرفته‌اند. علت تیره بودن این دو لایه میل ترکیبی آنها با رنگ‌های سنگین فلزی است. فضای بین این دو لایه که روشن به نظر می‌رسد مربوط به بخش آب‌گریز مولکول‌های چربی است که احتمالاً رنگ را جذب نکرده‌اند.



شکل ۴-۵. مشاهده‌ی غشای واحد به‌وسیله‌ی میکروسکوپ الکترونی. میکروگراف الکترونی غشای پلاسمایی که غشای سه لایه‌ای را نشان می‌دهد.

1. Robertson

مدل موزائیک سیال سینگر نیکولسون

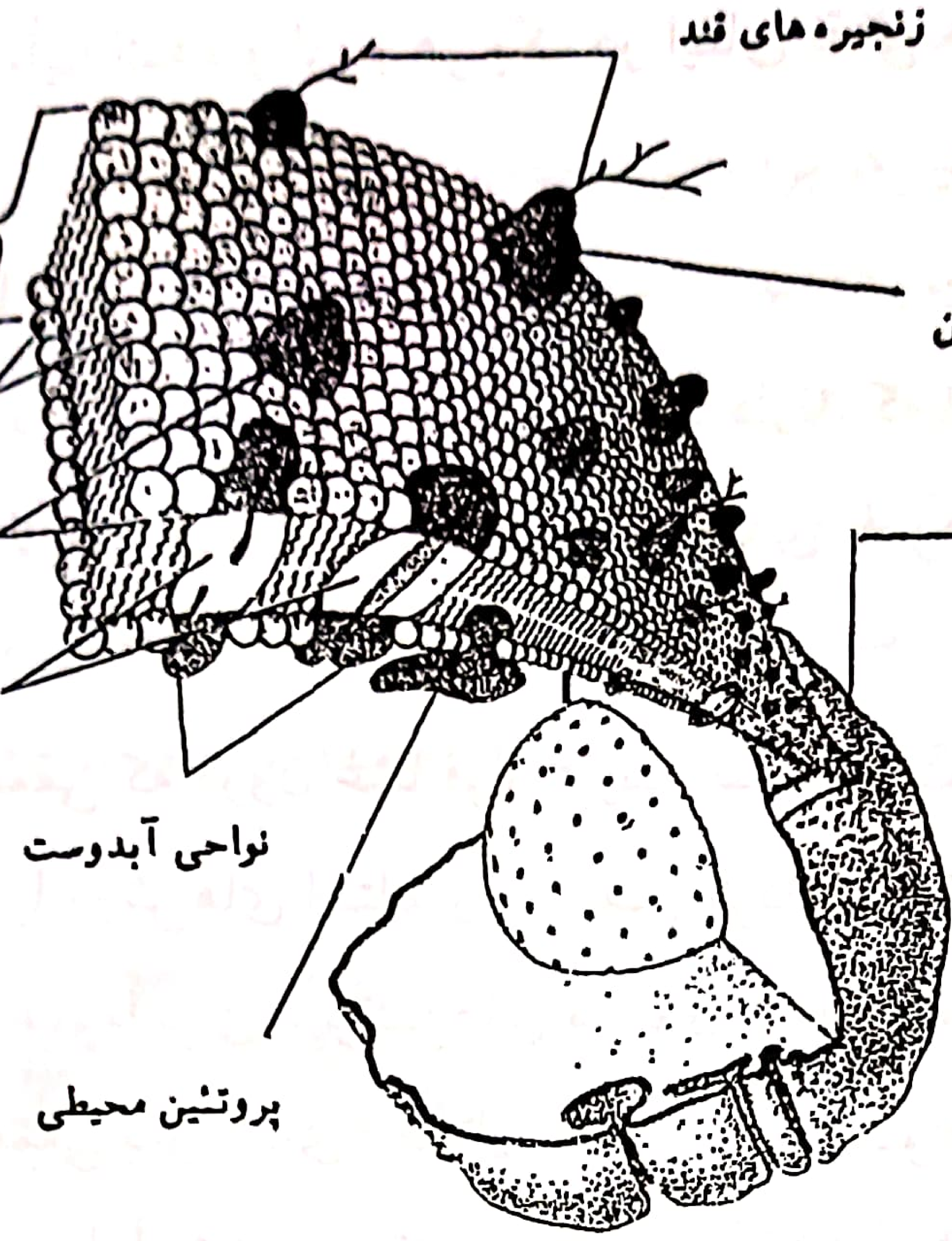
همه‌ی غشاهای زیستی ساختار مدل غشای واحد را دارند. براساس منبع این غشاها، ضخامت، ترکیبات لیپیدی، و به‌ویژه نسبت پروتئین به چربی تغییر می‌کند. نسبت پروتئین به لیپید می‌تونند بسیار پایین و در حدود ۲۵٪ برای غلاف میلین و بسیار بالا و در حدود ۴٪ یا بیشتر در بعضی باکتری‌ها باشد حتی دو غشای بیرونی و درونی میتوکندری به‌طور چشم‌گیری با یکدیگر تفاوت دارند: نسبت پروتئین به چربی در حدود ۱/۲ برای غشای بیرونی و ۳/۶ برای غشای درونی است، این تفاوت ممکن است به علت همه‌ی پروتئین‌های منتقل‌کننده‌ی الکترون باشد که در غشای درونی قرار گرفته‌اند.

در آزمایش‌های بعدی، پروتئین‌های غشا را برای مطالعه جدا کردند. بیشتر این پروتئین‌ها کروی بودند و از نظر اندازه و شکل با مدل غشای واحد یا غلاف روی دو سطح غشا تطبیق نمی‌کردند. این اطلاعات همراه با سیالیت غشا، سبب تفکر بیشتر در ساختار غشا و در نتیجه به‌وجود آمدن مدل موزائیک سیال شد.

این مدل، که نخستین بار در سال ۱۹۷۲ به‌وسیله‌ی سینگر[1] و نیکولسون[2] ارائه شد دو سیمای کلیدی دارد که هر دو بر نام آن دلالت می‌کند. در این مدل، ساختار دو لایه‌ی لیپیدی مشاهده می‌شود، ولی پروتئین‌های غشایی به‌صورت یک غلاف ممتد نیستند، بلکه به‌صورت پروتئین‌های کروی جدا از هم‌اند که در لیپید دو لایه‌ای نفوذ می‌کنند (شکل ۴ـ۶). بنابراین، غشا به‌صورت موزائیک‌هایی از پروتئین دیده می‌شود که به‌طور ناپیوسته در فسفولیپید دو لایه‌ای فرو رفته‌اند.

سیالیت غشا نیز مهم به‌نظر می‌رسد. پروتئین‌های غشا، علاوه بر اینکه محکم به لیپید دو لایه‌ای چسبیده و یا در آن فرو رفته‌اند، در لیپید هم شناورند. بنابراین، پروتئین‌ها قادرند که در اطراف یا در میان غشا حرکت کنند. حرکت پروتئین‌ها عبور آنها را از غشا آسان می‌کند.

1. Singer
2. Nicolson



شکل ۴-۶. پروتئین‌های عمقی غشا به علت میل ترکیبی با بخش آب‌گریز میانی غشا، در آن نفوذ می‌کنند. با این وجود چنین پروتئین‌هایی حداقل یک بخش آبدوست دارند که از بخش آبگون در یک یا هر دو طرف غشا بیرون می‌آید. پروتئین‌های محیطی اکثراً آب‌دوست هستند و در سطح غشا قرار دارند.

خودآزمایی ۴-۱

۱. دلایل استفاده از گویچه‌های قرمز برای جداکردن غشای پلاسمایی را بیان کنید.

۲. چگونگی مطالعه‌ی ساختار غشا در گویچه‌های قرمز را شرح دهید.

۳. عدم تقارن مولکولی در غشا چگونه به اثبات می‌رسد؟

مدل موزائیک سیال غشا و ویژگی‌های آن

چون مدل موزائیک سیال از سال ۱۹۷۲ به بعد مورد قبول اکثر دانشمندان قرار گرفته است، بنابراین جزئیات ساختاری و ویژگی‌های غشای پلاسمایی را براساس این مدل مورد بررسی قرار می‌دهیم. این جزئیات عبارت‌اند از: رابطه‌ی پروتئین با فسفولیپید دولایه‌ای، انتشار غیرمتقارن مواد غشایی، سیالیت لیپیدها و تحرک پروتئین‌ها که در اثر سیالیت ایجاد می‌شود. ابتدا هر یک از این مواد را به‌طور خلاصه بررسی می‌کنیم و

سپس به بررسی شواهد تأییدکننده و لزوم هر یک در ایفای نقش غشا خواهیم پرداخت.

محل پروتئین‌ها در غشا

در مدل موزائیک سیال، دو گروه پروتئین غشایی وجود دارند که از نظر میل ترکیبی با بخش آب‌گریز لیپید دو لایه‌ای (بخش درونی) و درجه‌ی نفوذ آنها به درون لیپید متفاوت‌اند:

۱. پروتئین‌های عمقی که درون غشا قرار دارند بسیار آب‌گریزند. جداکردن و مطالعه‌ی این پروتئین‌ها با روش‌های استاندارد خالص کردن پروتئین‌ها بسیار دشوار است. زیرا این روش‌ها عموماً برای پروتئین‌های محلول در آب به‌کار می‌روند. معمولاً استخراج پروتئین‌های عمقی به‌وسیله‌ی حلال‌های آلی یا مواد پاک‌کننده صورت می‌گیرد. این مواد سبب محلول شدن پروتئین‌های عمقی غشا می‌شوند.

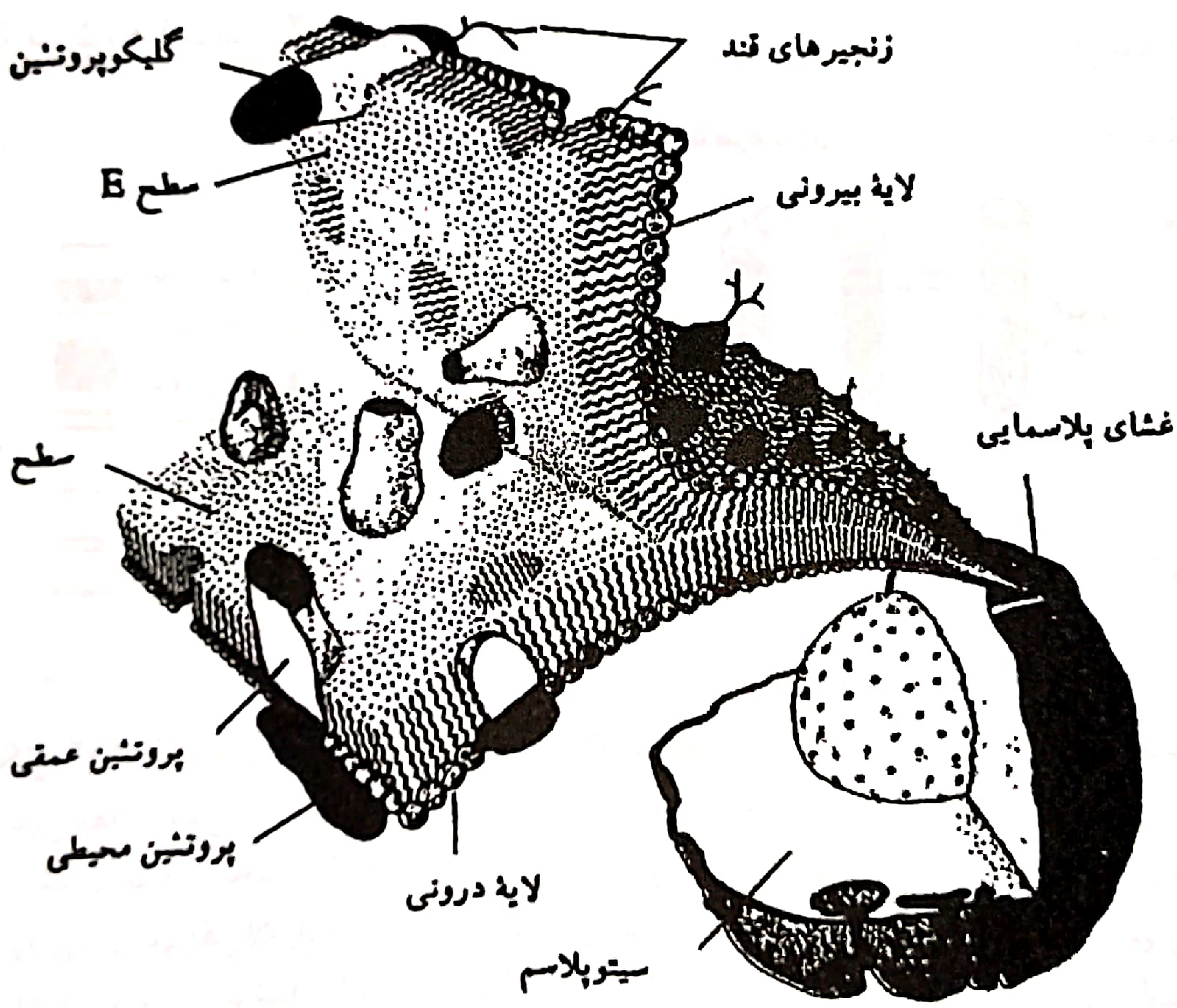
همه‌ی پروتئین‌های عمقی آمفی‌پاتیک هستند و درجه‌ی نفوذ آنها به درون لیپید بستگی به نسبت نواحی سطحی آب‌گریز به آبدوست دارد. واضح است که این نقش سطوح آبدوست پروتئین است که با محیط آبگون در هر طرف غشا رابطه برقرار می‌کند.

۲. پروتئین‌های محیطی (بیرونی) که به اندازه‌ی کافی آبدوست‌اند و در سطح غشا قرار دارند (شکل ۴-۶). این پروتئین‌ها به‌وسیله‌ی پیوندهای ضعیف آبدوست به بخش‌های آبدوست پروتئین‌های عمقی که از غشا بیرون آمده‌اند می‌چسبند یا به سرهای آبدوست لیپیدهای غشا متصل می‌شوند. پروتئین‌های محیطی آسان‌تر از پروتئین‌های عمقی و با استفاده از نمک‌های محلول استخراج می‌شوند.

مهم‌ترین وسیله برای مشاهده و پژوهش درباره‌ی پروتئین‌های عمقی غشا روش انجماد ـ خردکردن است. سطحی از یاخته که منجمد شده برای خرد شدن ترجیح داده می‌شود، بخش پایینی وسط غشا سبب دو شقه شدن دو لایه‌ی لیپید می‌شود. هنگامی که غشا بدین‌سان منجمد می‌شود، پروتئین‌های عمقی آن در یک لایه‌ی لیپید قرار می‌گیرند، در نتیجه سوراخی را در لایه‌ی دیگر به جا می‌گذرانند (شکل ۴-۷).

پروتئین‌های غشا و قندها

چنانکه گفته شد، پروتئین‌ها براساس رابطه‌ی همکاری با غشا به‌صورت محیطی یا عمقی دیده می‌شوند. این دو نوع پروتئین از نظر سهولت جداشدن از غشا با هم متفاوت‌اند. پروتئین‌های عمقی در واکنش‌های متعدد آب‌گریز با زنجیرهای هیدروکربن لیپیدهای غشا شرکت دارند و معمولاً با استفاده از حلال‌های آلی یا مواد پاک‌کننده، از غشا خارج می‌شوند. از طرف دیگر، پروتئین‌های محیطی اساساً به واکنش‌های الکتروستاتیکی و پیوندهای هیدروژنی متکی هستند و با محلول‌های نمکی از غشا جدا می‌شوند.

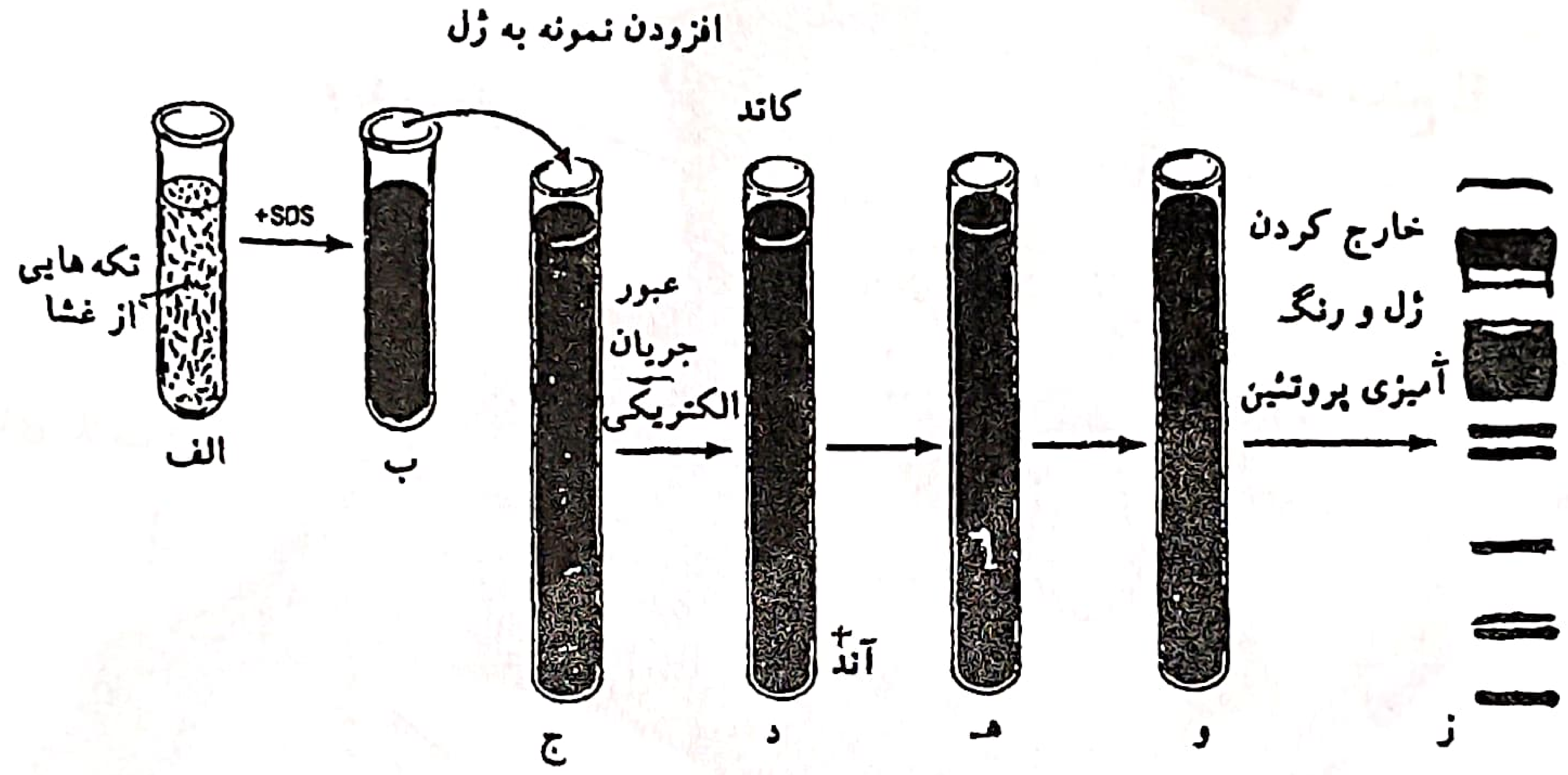


شکل ۴-۷. انجماد و خردکردن غشا. در این طرح پروتئین‌های همراه با لایه‌ی بیرونی در سطح E و پروتئین‌های همراه با لایه‌ی درونی در سطح P (پروتوپلاسمی) قرار گرفته‌اند.

تکنیک بسیار مفید برای مطالعه‌ی پروتئین‌های غشا، «الکتروفورز روی ژل پلی‌اکریلامید[1]» است. چنانکه در شکل ۴-۸ مشاهده می‌شود، قطعاتی از غشا را ابتدا در

1. SDS – Polyacryiamide gel electrophoresis

پاک‌کننده‌ی «SDS»[1] حل می‌کنند. این پاک‌کننده بیشتر پیوندهای بین پروتئین و لیپید را از بین می‌برد و آن را به شکل محلول درمی‌آورد (شکل ۴-۸، ب). سپس پروتئین محلول را روی ژل پلی‌اکریلامید می‌ریزند (شکل ۴-۸، ج) و جریان الکتریکی را از ژل عبور می‌دهند. چون پروتئین‌ها به‌وسیله‌ی پوششی از مولکول‌های واجد بار منفی SDS احاطه شده‌اند، به طرف قطب مثبت (آند) دور از انتهای دیگر ژل حرکت می‌کنند. میزان حرکت آنها با اندازه‌ی مولکول‌ها رابطه‌ی معکوس دارد (شکل‌های ۴-۸، د، ه، و). پس از چند ساعت، ژل آماده‌ی رنگ‌آمیزی (معمولاً با ماده‌ی رنگ‌کننده‌ای به نام «آبی کومازی»[2]) است، در این صورت رنگ به پروتئین‌ها می‌چسبد و سبب آشکار شدن پروتئین‌ها می‌شود (شکل ۴-۸، ز).



شکل ۴-۸. الکتروفوز بر روی ژل پلی‌اکریلامید. الف، ب) به سوسپانسیونی از قطعات غشایی مقدار کمی سدیم دُدسیل می‌افزایند؛ این ماده که نوعی پاک‌کننده است، سبب حل شدن غشا و محلول شدَن پروتئین‌های آن می‌شود. ج) مقدار کمی از این مخلوط را روی ژل پلی‌اکریلامید می‌ریزند. د) سپس جریان الکتریکی را از سرتاسر ژل عبور می‌دهند که سبب پوشیده شدن مولکول‌های پروتئین با ماده‌ی پاک‌کننده می‌شود. این پوشش بار منفی دارد و باعث مهاجرت مولکول‌های پروتئین به قطب مثبت، در انتهای دیگر ژل می‌شود. ه، و) میزان مهاجرت به‌طور معکوس با اندازه‌ی مولکول‌ها بستگی دارد، لذا پروتئین‌های کوچک‌تر سریع‌تر از مولکول‌های درشت‌تر به طرف پایین ژل حرکت می‌کنند. ز) پس از مدتی، ژل را از لوله خارج کرده و آن را با رنگ آبی کومازی رنگ می‌کنند. این رنگ به پروتئین می‌چسبد و سبب آشکار شدن می‌شود. نوارهای مشاهده شده در شکل «ز»، هر یک معرف یک نوع پروتئین در غشای گویچه‌ی قرمز است. نوارهای پروتئین‌های درشت‌تر در بالا و نوارهای پروتئین‌های کوچک‌تر در ته ژل تشکیل شده‌اند.

1. Sodium dodecyl sulfate
2. Comassie blue

بعضی از پروتئین‌هایی که بدین‌ترتیب از غشا به‌دست می‌آیند، از نوع آنزیم‌ها هستند. بعضی نیز پروتئین‌های انتقالی هستند که به‌عنوان رابط برای عبور مولکول‌های آبدوست خاص یا یون‌ها در عرض غشا به‌کار می‌روند. بیشتر یاخته‌ها به‌طور فعال یون‌های پتاسیم را در سیتوپلاسم و یون‌های سدیم را در خارج یاخته متمرکز می‌کنند. این دو عمل معمولاً با هم و از طریق تلمبه‌ی سدیم - پتاسیم صورت می‌گیرد[۱]. پروتئین‌های دیگر غشا به‌عنوان واسطه در انتقال انرژی دخالت دارند، مانند پروتئین‌های مختلفی که سبب انتقال الکترون در میتوکندری می‌شوند (سیتوکروم‌ها[۲]، پروتئین‌های سولفور آهن[۳]، و فلاوپروتئین‌ها[۴] از آن جمله‌اند).

پروتئین‌های غشا همچنین در تشخیص علایم ویژه شیمیایی در سطح یاخته نیز نقش دارند. چنین پروتئین‌هایی که معمولاً در سطح بیرونی غشا قرار گرفته‌اند، به‌نام گیرنده معروف‌اند. هورمون‌ها انتقال‌دهنده‌های عصبی، و مواد تسریع‌کننده‌ی رشد نمونه‌هایی از علایم شیمیایی هستند که با گیرنده‌های ویژه در داخل یا خارج غشا پیوند حاصل می‌کنند و سبب نوعی پاسخ درون‌یاخته‌ای می‌شوند.

در یاخته‌های جانوری، پاسخ درون‌یاخته‌ای اغلب به‌صورت تغییر در سطح «cAMP»[۵] صورت می‌گیرد. شکل ۴-۹ نقش AMP (ادنوزین مونوفسفات) را در پاسخ یاخته‌های کبدی به هورمون اپی‌نفرین[۶] (یا ادرنالین[۷]) نشان می‌دهد. این هورمون در پاسخ به استرس ترشح می‌شود و سبب شکستن گلیکوژن ذخیره شده و گلوکوز و تولید انرژی در یاخته‌های کبدی و ماهیچه‌ای می‌گردد. ادرنالین مترشحه وارد یاخته نمی‌شود، بلکه به پروتئین‌های ویژه‌ی گیرنده در سطح غشای پلاسمایی می‌چسبد. این پیوند سبب افزایش cAMP درون‌یاخته‌ای می‌شود، و این عمل به‌وسیله‌ی «آدنیلات سیکلاز»[۸] آنزیمی که ATP را به cAMP تبدیل می‌کند) صورت می‌گیرد (شکل ۴-۹- الف تا د). این آنزیم در غشای پلاسمایی در طرف بخش سیتوپلاسمی قرار دارد. ظاهراً اتصال

---

۱. درباره‌ی این پدیده بیشتر توضیح داده خواهد شد.

2. Cytochromes
3. Iron – sulfur Proteins
4. Flavoproteins
5. Cylic adenosine monophosphate
6. Epmephrine
7. Adrenalin
8. adenylate cyclase

ادرنالین به محل‌های گیرنده در سطح بیرونی غشا سبب فعالیت آنزیم ادنیلات سیکلاز در سطح درونی غشا می‌شود و این آنزیم به نوبه‌ی خود سبب سنتز AMP و در نتیجه سبب افزایش مواد تنظیم‌کننده در یاخته می‌شود. cAMP که بدین طریق تشکیل می‌شود، در اثر یک‌سری پدیده‌های تنظیمی سبب تجزیه‌ی گلیکوژن در سیتوپلاسم می‌گردد.

کربوهیدرات‌های غشا

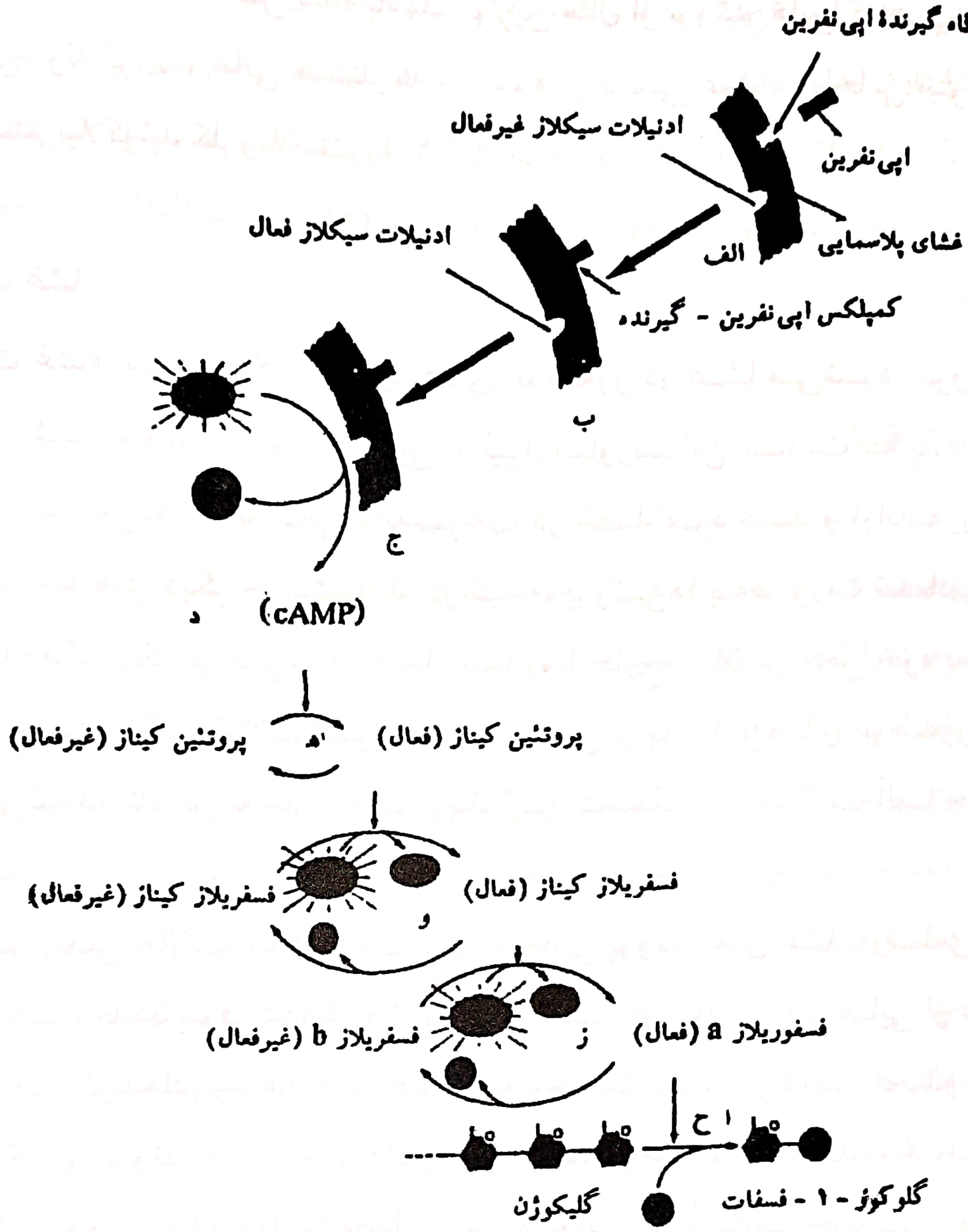
علاوه بر لیپیدها و پروتئین‌ها، در بیشتر غشاها مقدار کمی کروهیدرات وجود دارد. به‌عنوان مثال، غشای پلاسمایی گویچه‌های قرمز انسان در حدود ۸٪ کربوهیدرات دارد. مقدار کمی از کربوهیدرات‌ها به‌صورت گلیکولیپید و بیشتر آنها به‌صورت گلیکوپروتئین وجود دارند.

گلیکوپروتئین‌ها همیشه در غشای پلاسمایی قرار دارند و طرز استقرار آنها به‌گونه‌ای است که زنجیرهای قند فقط در سطح بیرونی غشای یاخته قرار می‌گیرند. این گلیکوپروتئین‌ها در شناسایی یاخته به‌وسیله‌ی یاخته‌ی دیگر بسیار مهم‌اند.

عدم تقارن در غشا

اکثر غشاها نامتقارن‌اند یعنی دو لایه‌ی لیپید و پروتئین‌های همراه یا فرورفته در آنها معمولاً با یکدیگر تفاوت کلی دارند. این عدم تقارن مربوط به فسفولیپید در غشاست، چون اگر مولکول فسفولیپید از لایه‌ای به لایه‌ی دیگر حرکت کند، سرآبدوست اجباراً باید از بخش درونی آب‌گریز غشا بگذرد.

مطالعه‌ی غشای پلاسمایی انواع یاخته‌ها عدم تقارن را در انواع لیپیدها و همچنین در درجه‌ی غیراشباع بودن اسیدهای چرب فسفرلیپید نشان داده است. نکته‌ی مهم، قرار گرفتن همه‌ی گلیکولیپیدها در دو سطح بیرونی لایه‌های لیپیدی است. در نتیجه، بخش کربوهیدرات این مولکول‌های دورگه از سطح غشا بیرون می‌آید. این‌گونه هیدرات‌های کربن می‌توانند در تشخیص و کنش متقابل یاخته‌ها نقش مهمی را ایفا کنند.



شکل ۴-۹. برانگیختن تجزیه‌ی گلیکوژن. الف) محل گیرنده‌های اپی‌نفرین در سطح بیرونی غشای یاخته است، درحالی‌که ادنیلات سیکلاز در سطح درونی غشا قرار دارد. ب) در اثر پیوند اپی‌نفرین با گیرنده، آنزیم ادنیلات سیکلاز فعال می‌شود. ج، د) این آنزیم فعال شده سبب تشکیل cAMP از ATP می‌شود ه تا ح)، با افزایش سطح cAMP در درون‌یاخته، یک‌سری پدیده‌های تنظیمی صورت می‌گیرد که این امر به تجزیه‌ی گلیکوژن با کمک آنزیم فسفرپلازفعال a منجر می‌شود.

پروتئین‌ها نیز در نامتقارن بودن غشا دخالت دارند. پروتئین‌های محیطی از نظر ترمودینامیکی نمی‌توانند در عرض غشا از لایه‌ای به لایه‌ی دیگر وارد شوند. چون آبدوست‌اند، حتی پروتئین‌های عمقی در غشا به‌طور نامتقارن آرایش یافته‌اند، به‌ویژه اگر

به پروتئین‌های دیگر متصل شده باشند. بهترین مثال از پروتئین‌هایی که سبب عدم تقارن غشا می‌شوند پروتئین‌هایی هستند که سیستم‌های تنفسی غشای داخلی میتوکندری و فتوسیستم تیلاکوئید کلروپلاست را تشکیل می‌دهند.

سیالیت غشا

«سیالیت غشا»[1] سبب حرکت پروتئین‌های غوطه‌ور در غشا می‌شود. پروتئین‌های غوطه‌ور شبیه به قطعات یخ در دریایی از لیپید شناورند. این سیالیت به پروتئین‌ها و لیپیدها امکان می‌دهد تا به‌آسانی و به‌سرعت در غشا نفوذ کنند و آزادانه از نقطه‌ی ورود به محل‌های دیگر حرکت کنند. در نتیجه، پروتئین‌ها به‌صورت تصادفی پخش می‌شوند؛ مگر اینکه پروتئین‌ها در داخل غشا و یا خارج از آن در محل خود به‌وسیله‌ی پروتئین‌های دیگر قلاب شوند. مثلاً بعضی از پروتئین‌های غوطه‌ور با هم جمع می‌شوند، بنابراین به علت حجم زیاد این کمپلکس از حرکت آنها جلوگیری می‌گردد.

در بعضی حالات، ممکن است تحرک جانبی پروتئین‌های غشا به‌وسیله‌ی خواص ویژه‌ی غشا محدود شود. به‌عنوان مثال، ممکن است به‌وسیله‌ی بخش‌هایی از غشا که محتوی فسفولیپیدهای ویژه‌اند یا مناطقی که سیالیت بیشتری دارند محدود شوند. درحالی‌که این پروتئین‌ها در بخش‌هایی که چسبندگی بیشتری دارند، وجود ندارند. پیوندهای محکم بین‌یاخته‌ها نه فقط از انتشار مایع در بین‌یاخته‌ها جلوگیری می‌کند، بلکه به‌عنوان سدی مانع انتشار پروتئین‌ها در غشا می‌شود. پروتئین‌های غشایی نمی‌توانند از یک نقطه اتصال به نقطه‌ی دیگر اتصال حرکت کنند. «سیالیت غشا» تقریباً یک خاصیت لیپیدی است و بستگی به چگونگی پیوند زنجیرهای جانبی اسیدهای چرب با یکدیگر دارد. زنجیره‌های دراز اشباع شده محکم‌تر به یکدیگر پیوند می‌شوند. زنجیرهای کوتاه‌تر یا محل‌های غیراشباع سبب سست‌تر شدن پیوند و سیالیت بیشتر می‌شوند. سیالیت غشا با افزایش دما افزایش می‌یابد، درست مانند ذوب شدن کره هنگامی که روی نان داغ قرار می‌گیرد اسیدهای چرب غیراشباع نقطه‌ی ذوب پایین‌تری

---

1. Membrane fluidity

نسبت به چربی‌های اشباع شده دارند. کلسترول در یاخته‌های یوکاریوت نقش مهمی در سیالیت غشا دارد. مقدار کلسترول در غشای پلاسمایی بیشتر یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص بالاست؛ مثلاً، کلسترول ۲۰٪ تا ۲۵٪ کل چربی غشا را تشکیل می‌دهد. در چنین غلظتی، کلسترول تحرک فسفولیپید را کاهش می‌دهد و سبب افزایش چسبندگی آن می‌شود.

تنظیم سیالیت غشا

یاخته‌ها می‌توانند سیالیت غشا را با تغییر ترکیب لیپیدهای آن تنظیم کنند. این امر برای باکتری‌های مخمرها، گیاهان، جانوران خونسرد، و موجودات دیگری که نمی‌توانند دمای بدن خود را تنظیم کنند بسیار مهم است. این جانوران که خونسرد[1] نامیده می‌شوند، باید بتوانند در محدوده‌ی متغیری از دما سیالیت نسبتاً پایداری را حفظ کنند. این سازگاری با تغییر دما معمولاً ناشی از جانشینی لیپیدهای غشاست. به عبارت دیگر، لیپیدهایی جانشین می‌شوند که غیراشباع‌اند و سبب سیالیت غشا می‌گردند.

در باکتری‌های چون اِ. کولی و باسیلوس مگاتریوم[2]، تغییر لیپید در غشا در نتیجه‌ی تغییراتی است که بر اثر دما در فعالیت‌های آنزیم‌های شرکت‌کننده در سنتز فسفولیپیدهای حاوی اسیدهای چرب غیراشباع به‌وجود آمده است. بنابراین، افزایش دمای محیط کشت باکتری‌ها، سنتز و شرکت فسفولیپیدهای واحد زنجیره‌های درازتر و کمتر غیراشباع را تحریک می‌کند. به همین دلیل باکتری‌ها اثر دمای افزایش‌یافته را بر سیالیت غشا، خنثی می‌کنند. در مخمرها و گیاهان، افزایش اسیدهای چرب غیراشباع در غشا در دمای پایین، مربوط به افزایش محلول بودن اکسیژن در دمای پایین است، زیرا اکسیژن، یک سوبسترا برای آنزیم‌های مسئول سنتز اسیدهای چرب غیراشباع است.

سهولت حرکت پروتئین‌ها

یکی از نتایج سیالیت غشا این است که پروتئین‌ها و چربی‌ها می‌توانند به آسانی در غشا

1. Poikilotherms
2. Bacillus megaterium

انتشار یابند. انتشار جانبی پروتئین‌ها سبب حرکت سریع آنها از میان دو لایه‌ی فسفولیپید می‌شود. طبیعت پویای بسیاری از پروتئین‌های غشایی در حقیقت یکی از مدارکی است که مدل موزائیک سیال را تأیید می‌کند.

منشأ غشای پلاسمایی و اجزاء آن

همه‌ی پروتئین‌های یاخته به‌وسیله‌ی ریبوزوم‌ها ساخته می‌شوند. ریبوزوم‌های سیتوپلاسمی به دو صورت آزاد و چسبیده به شبکه‌ی آندوپلاسمی یافت می‌شوند. هر دو نوع ریبوزوم در وارد کردن پروتئین به غشای پلاسمایی نقش دارند. پروتئین‌ها در غشا به دو صورت ساختاری و عملکردی وجود دارند. پروتئین‌های ساختاری، چنانکه از نامشان پیداست، در ساختار غشا به‌کار می‌روند، درحالی‌که پروتئین‌های عملکردی، مانند آنزیم، نقش کاتالیزور دارند.

پروتئین‌های ساخته شده در ریبوزوم‌های آزاد، پس از آزاد شدن، در لایه‌ی درونی غشای پلاسمایی قرار می‌گیرند؛ درحالی‌که اگر در ریبوزوم‌های متصل به شبکه‌ی آندوپلاسمی شناخته شوند، بعد از آزاد شدن، وارد شبکه‌ی آندوپلاسمی و سپس دستگاه گلژی می‌شوند. سپس از طریق وزیکول‌ها در غشای پلاسمایی قرار می‌گیرند.

در یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص، سنتز فسفولیپید در شبکه‌ی آندوپلاسمی انجام می‌گیرد، درحالی‌که در یاخته‌های واجد پیش‌هسته فسفولیپیدها در بخش درونی غشای پلاسمایی ساخته می‌شوند. فسفولیپیدها پس از ساخته شدن، موقتاً بخشی از لایه‌ی درونی غشا را تشکیل می‌دهند. با درنظر گرفتن این نکته که لایه‌ی بیرونی غشا از لایه‌ی درونی منشأ می‌گیرد، لذا وارد شدن لیپید در ساختار غشا مستقیماً انجام می‌شود. در یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص، فسفولیپیدها، پس از ساخته شدن در شبکه‌ی آندوپلاسمی، وارد غشای این اندامک و سپس وارد دستگاه گلژی و از آنجا به‌صورت وزیکول‌هایی در غشای پلاسمایی قرار می‌گیرند. سیتوسول[1] یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص دارای تعدادی پروتئین‌های منتقل‌کننده‌ی فسفولیپید است که سبب انتقال مولکول‌های فسفولیپید از یک غشای یاخته‌ای به غشای یاخته‌ی دیگر می‌شود. احتمال

---

۱. Cytosol: سیتوپلاسم منهای اندامک‌ها و اجزاء غیرغشایی نامحلول.

دارد که این پروتئین‌های انتقالی به‌عنوان واسطه نقش مهمی را در عبور فسفولیپیدها از غشاهای شبکه‌ی آندوپلاسمی به غشای پلاسمایی داشته باشند.

خودآزمایی ۴-۲

۱. وضعیت، ساختار و نقش پروتئین‌های موجود در غشا را براساس مدل موزائیک سیال شرح دهید.
۲. چگونه پاسخ درون‌یاخته‌ای به‌صورت تغییر در سطح cAMP صورت می‌گیرد؟ آن را شرح دهید.
۳. نقش گلیکوپروتئین‌ها چیست؟
۴. چه عواملی در نامتقارن بودن غشا دخالت دارند؟
۵. چه عواملی سبب سیالیت غشا می‌شوند؟
۶. عاملی که سبب حرکت پروتئین‌ها در غشا می‌شود کدام است؟
۷. منشأ لیپیدها و پروتئین‌های غشای پلاسمایی را بیان کنید.

انتقال مولکول‌های از خلال غشا

غشاهای یاخته‌ای از ویژگی‌های موجودات زنده‌اند. هر یاخته‌ی زنده، از کوچک‌ترین میکروب تا یاخته‌های مغزی که امکان درک کلمات روی این صفحه را به شما می‌دهند، در غشایی محصور است. این غشا یاخته را از محیط جدا می‌کند، بنابراین یاخته می‌تواند مواد غذایی را از محیط جذب کند و رشد نماید. هیچ یاخته‌ای از بدن نمی‌تواند به‌تنهایی زندگی کند. هر یاخته با محیط خود در ارتباط است، مواد غذایی را از آن می‌گیرد، مواد زاید را به آن پس می‌دهد، و اطلاعات را از محیط پیرامون خود جمع می‌کند. بیشتر این تبادلات، در عبور مولکول‌ها به داخل و خارج غشای یاخته دخالت دارند. سرعت تقریباً باورنکردنی پرواز مگس خانگی از این سو به آن سو، رشد گیاه به طرف نور خورشید، رؤیای فانی یا فکر حسی، همه در نتیجه‌ی حرکت مولکول‌ها به داخل یا خارج یاخته است.

بیش‌ترین توانایی اساسی هر یاخته تشکیل حجره‌های مجزایی است که

مولکول‌های ویژه‌ای در آن متراکم شده و کنار یکدیگر قرار می‌گیرند. اگر هیچ مولکولی نتواند به یاخته وارد شود، یا اگر هر مولکولی بتواند وارد آن شود، این جداسازی اساسی امکان ندارد. خانه‌ی شما هم به همان مفهوم خصوصی است. یعنی کسی غیر از شما حق ندارد وارد آن شود، اما اگر هر یک از همسایگانتان وارد خانه‌ی شما شوند و در اتاق‌های آن سرگردان باشند، این خانه دیگر خصوصی نخواهد بود. راه حل سازش‌یافته به‌وسیله‌ی یاخته همان راهی است که بیشتر صاحب‌خانه‌ها به‌کار می‌برند. همه‌ی درها کلید دارند و فقط کسانی که کلید در اتاق‌ها را دارند می‌توانند وارد آنها شوند و یا از آنها خارج گردند. کانال‌های موجود در غشاهای یاخته، درهای آنها هستند. این درها به روی هر مولکولی باز نیستند. فقط مولکول‌های ویژه‌ای می‌توانند از یک نوع در عبور کنند. یاخته توانایی کنترل ورود و خروج بسیاری از انواع مولکول‌ها را با داشتن انواع متفاوت در دارد. این کانال‌های موجود در غشای یاخته‌ای در ردیف مهم‌ترین بخش‌های فعال هر یاخته‌اند.

در این بخش از گفتار، درباره‌ی طرق مختلف انتقال مولکول‌ها به داخل یا خارج یاخته گفتگو می‌شود.

بحران اسمزی: نگاه‌داشتن آب در بیرون یاخته

چنانکه قبلاً گفته شد، همه‌ی غشاهای زیستی دارای یک ساختار اساسی هستند، یعنی از دو لایه‌ی لیپیدی تشکیل شده‌اند که پروتئین‌های فراوانی در آنها فرو رفته‌اند. همه‌ی این غشاها، نسبت به آبی که از میان منافذ کوچک سطح غشا می‌گذرند، تراوا هستند. چون مولکول‌های آب برای عبور از غشاهای دو لایه‌ی لیپیدی آزادند، لذا دو سوی هر غشا گرایش دارد که واجد تراکم یکسانی از مولکول‌های آب باشد. اگر یک‌سوی غشا نسبت به سوی دیگر دارای مولکول‌های آب بیشتری در هر میلی‌متر مکعب باشد، مولکول‌های آب به‌سادگی از آن‌سوی غشا که تراکم آب بیشتری دارد به طرف منطقه‌ی کم تراکم حرکت می‌کنند. این پدیده را انتشار[1] گویند. به‌طور عام، حرکت مولکول‌ها را از منطقه‌ی پرتراکم به سوی منطقه‌ی کم تراکم انتشار گویند و این امر در نتیجه‌ی حرکات

---

1. Diffusion

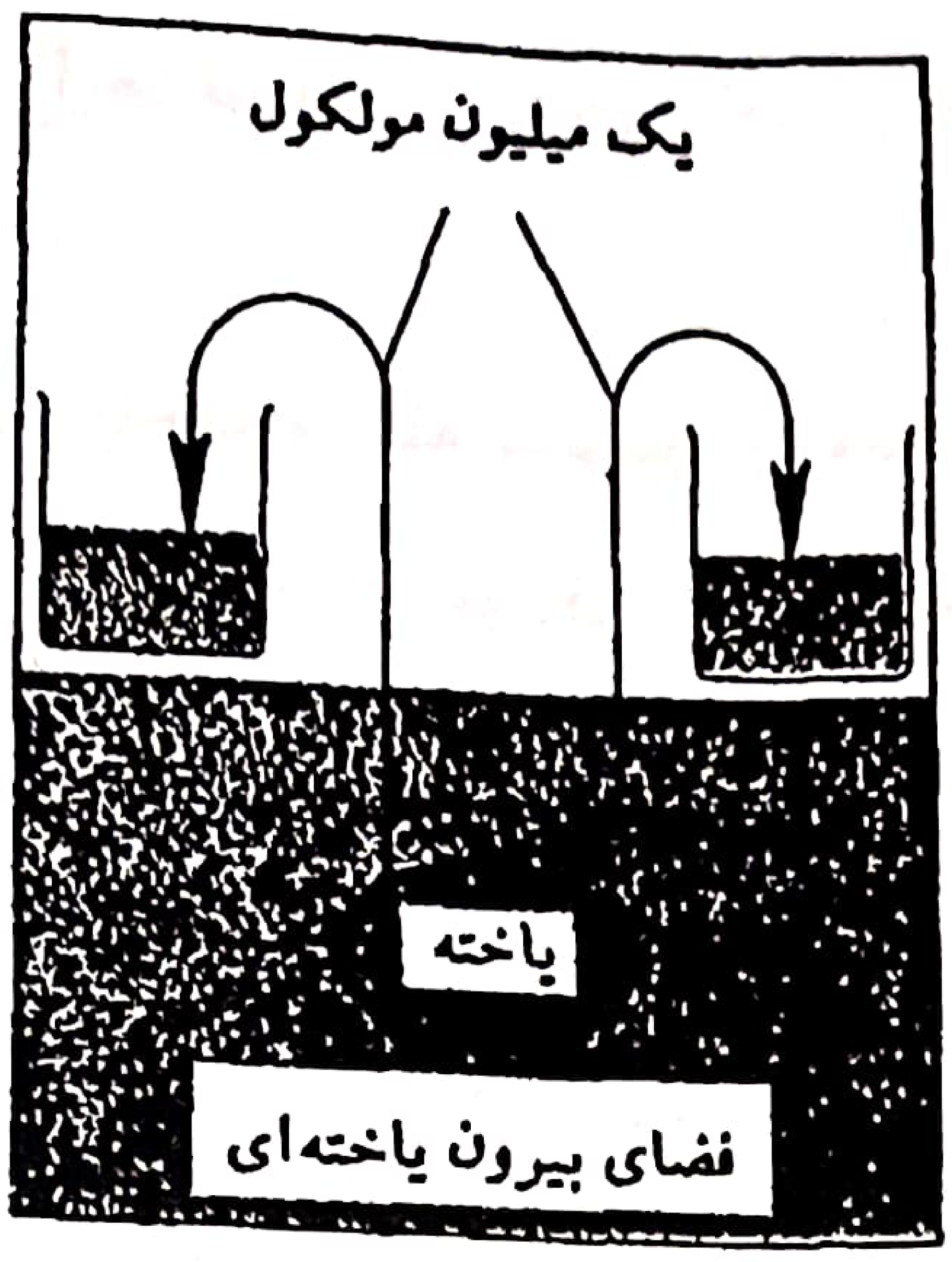
تصادفی و خودبه‌خودی مولکول‌ها صورت می‌گیرد که بر اثر آن مولکول‌ها به‌طور یکنواخت منتشر می‌شوند.

انتشار آزاد آب از غشای یاخته مسئله پتانسیل را مطرح می‌سازد. برای درک این مسئله باید لحظه‌ای اندیشه‌ی خود را روی مولکول‌های موجود در یاخته متمرکز کنیم. سیتوپلاسم یک یاخته‌ی معمولی، علاوه بر آب، دارای بخشی است شامل مولکول‌هایی مانند قند، اسیدهای آمینه و یون‌ها که در آب محلول‌اند. مخلوط این مولکول‌ها و آب را محلول گویند؛ آب، یعنی مولکولی که دربرگیرنده‌ی سایر مولکول‌هاست، حلال نام دارد، و مولکول‌های دیگری را که در آب حل می‌شوند، محلول می‌نامند. چون همه‌ی مولکول‌های موجود در یاخته مولکول‌های آب نیستند، لذا گمان می‌رود که آب موجود در یاخته به‌وسیله‌ی مولکول‌های حل شده رقیق می‌شود. برای نمایش این فرضیه، آزمایشی را به‌طور فرضی (شکل ۴-۱۰) انجام می‌دهیم: فرضاً اگر حجم کوچکی از مایع بیرون یاخته را که دارای یک میلیون مولکول است بردارید و سپس دومین حجم مایع را که آن هم دارای میلیون مولکول است از درون‌یاخته بردارید. کدام حجم از مایع دارای آب بیشتری است؟ حجم بیرونی، آب بیشتری دارد، و چون دومین حجم مایع برداشته شده از داخل یاخته دارای مولکول‌های محلول بیشتری در میان میلیون‌ها مولکول است، لذا مولکول‌ها آب کمتری دارند. پس معلوم می‌شود که آب درون‌یاخته رقیق‌تر از آب بیرون یاخته است: در داخل یاخته، مولکول‌های آب کمتری در میان میلیون‌ها مولکول وجود دارد. حال بحث قبلی درباره‌ی پدیده‌ی پخش را به یاد آورید. مولکول‌های آب مانند هر مولکول دیگری، گرایش دارد که بر اثر پدیده‌ی انتشار به سوی مناطقی با تراکم کمتر حرکت کند. در نتیجه آب به درون‌یاخته وارد می‌شود.

یاخته‌ای که در آب خالص قرار می‌گیرد، نسبت به محیط اطراف خود هیپرتونیک[1] است، زیرا تراکم متابولیت‌ها در یاخته بیشتر از آب خالص است. محلول پیرامون یاخته که تراکم متابولیت‌ها در آن کمتر از درون‌یاخته است، نسبت به یاخته هیپوتونیک[2] است.

---

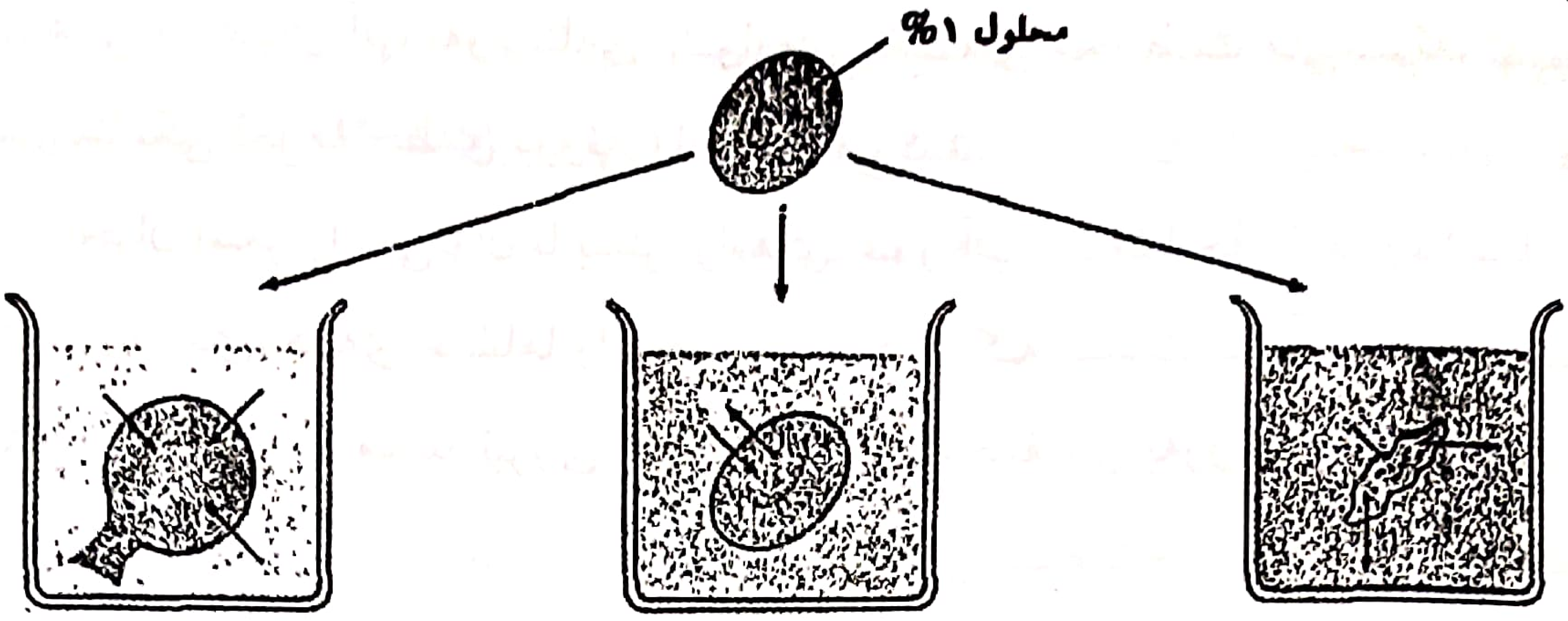
۱. «هیپر» پیشوند یونانی، به معنای «بیشتر» و «تونیک» پسوندی به معنی «نیرومند» است.
۲. «هیپو» پیشوند یونانی است به معنای «کمتر».



شکل ۴-۱۰. یاخته محتوی تراکم زیادی از مواد حل شونده‌ای همچون قندها، اسیدهای امینه، و مواد زیست‌شیمیایی دیگر است. در این شکل، هر نقطه مشخص‌کننده‌ی یک مولکول محلول است. این مواد حل شونده، تراکم آب درون‌یاخته را نسبت به بیرون رقیق می‌کنند. بنابراین تعداد مساوی مولکول‌های برداشته شده از درون و بیرون یاخته محتوی تعداد مساوی مولکول‌های آب نیست، زیرا بیشتر مولکول‌های برداشته شده از درون‌یاخته مولکول‌های محلول‌اند.

در اثر انتشار، هر مولکول از ناحیه‌ی پرتراکم به ناحیه‌ی کم تراکم حرکت می‌کند. انتشار آزاد آب از خلال غشای یاخته متشکل جدی برای یاخته ایجاد می‌کند. چون غشای یاخته تراوایی متفاوتی دارد، لذا آب از خلال آن عبور می‌کند، اما بسیاری از محلول‌ها نمی‌توانند از خلال غشا بگذرند. متابولیت‌ها و مواد حل‌شدنی دیگر در داخل یاخته محبوس شده و قادر به عبور از غشا نیستند، درحالی‌که مولکول‌های آب برای ورود به یاخته آزادند. مولکول‌های آب از غشا به درون‌یاخته سرازیر می‌شوند، گویا آنها در پی رقیق کردن تراکم زیاد متابولیت‌های درون‌یاخته‌ای هستند و با تراکم کمتر محلول خارج یاخته رقابت می‌کنند (شکل ۴-۱۱) این شکل از حرکت آب به درون‌یاخته را اسمز[1] گویند. به عبارت دیگر، اسمز عبارت است از انتشار آب از خلال غشا، غشایی که به عبور آزاد آب اجازه می‌دهد ولی از عبور یک محلول یا بیشتر جلوگیری می‌کند.

1. Osmosis



شکل ۴-۱۱. اسمز حرکت آب از خلال غشایی است که نسبت به حرکت محلول‌ها به سوی نواحی کم تراکم آب ناتراوا است. هنگامی که تراکم آب در درون و بیرون یاخته برابر است (ایزوتونیک)، جریان آب وجود ندارد. هنگامی که تراکم مواد حل‌شونده‌ی درون‌یاخته بیش از محیط پیرامون باشد، محلول بیرونی نسبت به درون‌یاخته هیپوتونیک است و آب به درون‌یاخته جریان می‌یابد. برعکس، هنگامی که تراکم مواد حل‌شونده‌ی بیرون یاخته بیش از درون‌یاخته باشد، محلول بیرونی نسبت به درون‌یاخته هیپرتونیک است و آب از درون‌یاخته به بیرون رانده می‌شود.

شاید گمان کنید بتدریج که مولکول‌های جدید آب به درون‌یاخته نفوذ می‌کنند، فشار هیدروستاتیک[1] داخلی در یاخته به‌وجود می‌آید؛ درست است، این چیزی است که حقیقتاً رخ می‌دهد. به‌تدریج که مولکول‌های آب به درون‌یاخته نفوذ می‌کنند، فشار هیدروستاتیک آب در درون‌یاخته به سوی ناحیه‌ای که تراکم آن کمتر است افزایش می‌یابد. این فشار به نیروی اسمزی معروف است. چون این فشار آب از حرکت آب به درون‌یاخته جلوگیری می‌کند، انتشار آب به درون به‌طور نامحدود ادامه نخواهد داشت. سرانجام یاخته به تعادلی می‌رسد که در آنجا نیروی اسمزی که آب را به درون‌یاخته وارد می‌کند کاملاً برابر نیروی هیدروستاتیکی است که آب را به بیرون یاخته می‌راند. اگرچه نیروی هیدروستاتیکی در نقطه‌ی تعادل عموماً به اندازه‌ای بالاست که غشای یاخته‌ای نمی‌تواند بدون محافظ در برابر آن ایستادگی کند. چنین یاخته‌ی بدون محافظی اگر در آب قرار گیرد، مانند بادکنکی که زیاد باد شود، می‌ترکد. از سوی دیگر،

---

۱. hydrodtatic: وابسته به اصل تعادل مایعات.

یاخته‌هایی که غشای آنها به‌وسیله‌ی دیواره‌ی یاخته‌ای محافظت می‌شوند، نیروی هیدروستاتیکی قابل‌ملاحظه‌ی درونی را تحمل می‌کنند.

بحران اسمز را نمی‌توان با بستن راه‌های عبور آب از غشا حل کرد، زیرا ساختار دو لایه‌ی لیپیدی، همه‌ی غشاها را مجبور می‌کند که نسبت به آب تراوا باشند. یاخته‌های گوناگون با مسئله نیروی اسمزی به طرق مختلف روبه‌رو می‌شوند.

۱. دیواره‌ی یاخته‌ای باکتری

باکتری‌ها با راه حل مستقیمی خود را با مسئله اسمز سازش داده‌اند. دیواره‌ی سخت بیرونی باکتری نیروی هیدروستاتیکی را که در اثر اسمز به‌وجود می‌آید تحمل می‌کند. دیواره‌ی باکتری از مولکول بزرگی متشکل از پلیمرهای قند تشکیل شده است که عرضاً به اسیدهای آمینه متصل شده‌اند. این دیواره، که باکتری را کاملاً دربرمی‌گیرد، به علت وجود پیوندهای عرضی متعدد، نسبت به نیروی هیدروستاتیکی درونی بسیار مقاوم است.

۲. توقف نیروی اسمزی

یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص ابتدایی راه حل‌های دیگری را برای مقابله با بحران اسمزی پیدا کرده‌اند. بعضی از آنها که در دریا به‌سر می‌برند، تراکم درونی محلول‌های خود را با تراکم محیطی که در آن شنا می‌کنند سازش داده‌اند. هنگامی که تراکم مواد حل‌شونده در درون غشای یاخته همانند تراکم آنها در بیرون آن باشد، یاخته را نسبت به محیط پیرامون خود ایزو[1] تونیک گویند. در این حالت نیروی اسمزی در درون‌یاخته و محیط آن برابر است و جریان آب به درون‌یاخته و یا به خارج آن صورت نمی‌گیرد و بدین‌ترتیب مسئله نیروی اسمزی با توقف آن حل می‌شود.

بسیاری از جانوران پریاخته‌ای، تراکم مایعی را که در بدنشان جریان دارد با محیطی که در آن شناورند سازش داده‌اند. این موجودات با کنترل کردن ترکیبات مایع در حال گردش در بدن خود، آن را با شرایط درون‌یاخته‌هایشان منطبق می‌سازند.

---

۱. ایزو: پیشوند یونانی به معنی «برابر» است.

به‌عنوان مثال، خون جاری در بدن، تراکم زیادی از پروتئینی به‌نام آلبومن دارد که سبب ارتقاء تراکم محلول خون می‌شود تا با تراکم محلول‌ها در بافت بدن هماهنگ گردد، بنابراین نیروی اسمزی وجود نخواهد داشت.

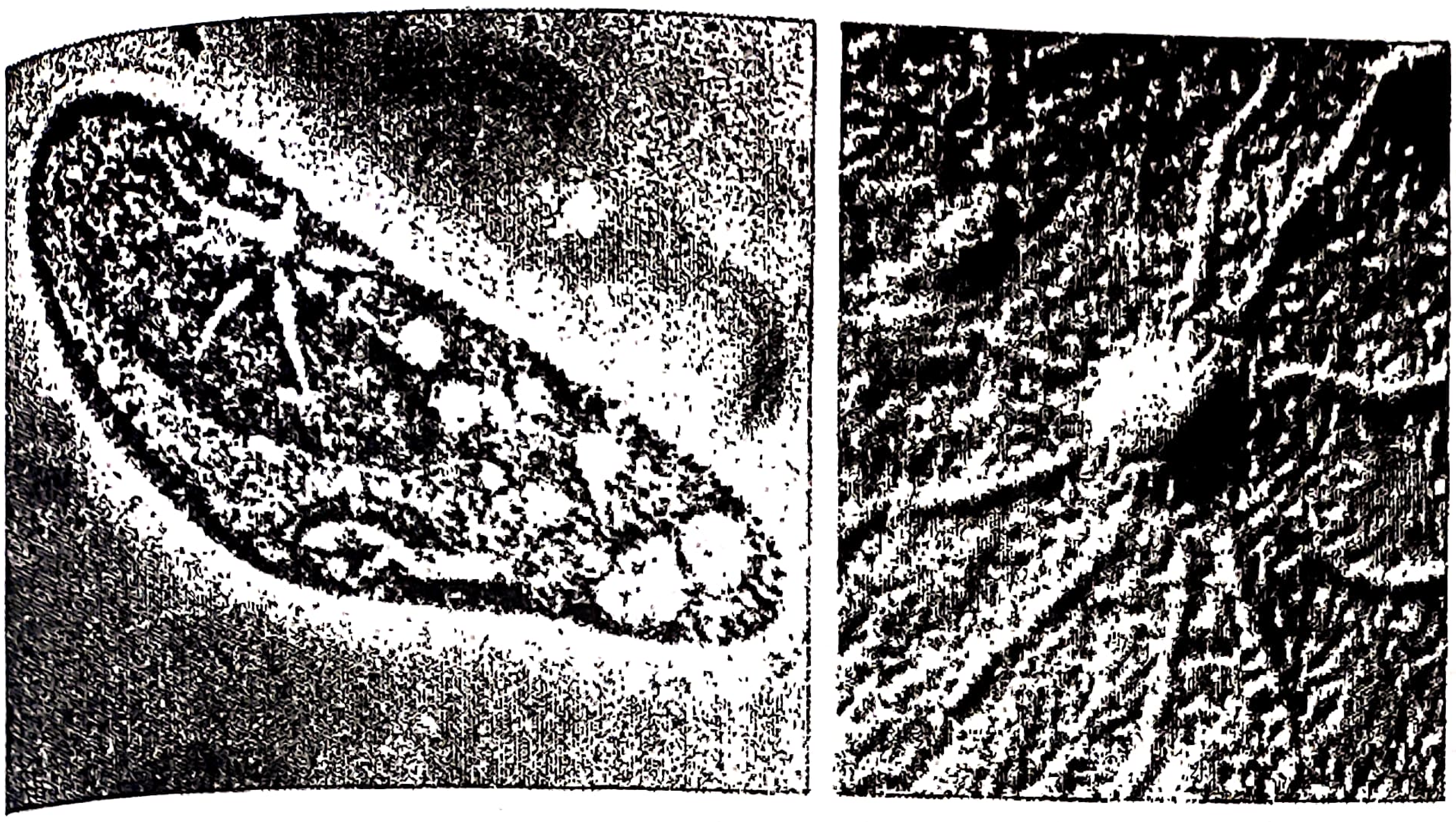
۳. انتقال آب

هنگامی که یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص ابتدایی در آب شیرین اجتماع کردند. تاگزیر شدند مجدداً با بحران اسمزی روبه‌رو شوند. یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخصی که محیط درونی خود را با آب دریا وفق داده بودند، مجدداً نسبت به آب شیرین اطراف خود هیپرتونیک شدند. راه‌حلی که به‌وسیله‌ی بسیاری از تک‌یاخته‌ای‌های واجد هسته‌ی مشخص انتخاب شد، خارج کردن آب بود. آبی که با نیروی اسمزی به درون‌یاخته جریان می‌یافت، به طریقی به خارج رانده می‌شد.

به‌عنوان مثال، در جانوری تک‌یاخته‌ای به‌نام پارامسی، یاخته حاوی یک یا چند اندامک ویژه به‌نام «واکوئول انقباضی»[1] است. در شکل ۴-۱۲، این واکوئل همانند عنکبوتی است که پاهای فراوانی دارد و به‌وسیله‌ی این پاها آب اسمزی را از بخش‌های مختلف یاخته جمع کرده و به واکوئول مرکزی نزدیک سطح یاخته منتقل می‌کند. این واکوئول از ریزرشته‌هایی[2] پوشیده شده است و منفذ کوچکی دارد که به خارج یاخته باز می‌شود. واکوئول انقباضی در اثر انقباض‌های موزون،آب اسمزی جمع شده را به درون منفذ می‌راند. چون انقباض ریزرشته‌ها با مصرف ATP همراه است، لذا استفاده از واکوئول انقباضی جهت زنده ماندن در محیط هیپوتونیک مستلزم صرف دایم انرژی است.

---

1. Contracile vacuoles
2. microfilaments



شکل ۴-۱۲. آغازیان، همانند این پارامسی، دارای واکوئول انقباضی ستاره‌ای شکل‌اند. بازوهای بلند به‌عنوان لوله‌های جمع‌کننده‌ی آب اسمزی به‌کار می‌روند. آب به درون واکوئول مرکزی نزدیک سطح یاخته، که شباهت اندکی به بادکنک دارد، کانال‌کشی می‌شود. در اثر انقباض ریزرشته‌های پیرامون واکوئول انقباضی، یاخته آب خود را به خارج می‌راند.

۴. دیواره‌ی یاخته‌ی گیاهی

برخلاف جانوران، محلول ایزوتونیک در اطراف گیاهان جریان نمی‌یابد. بیشتر یاخته‌های گیاهی نسبت به محیط پیرامون خود هیپرتونیک‌اند، و تراکم زیادی از مواد حل‌شدنی در واکوئول مرکزی دارند. نیروی اسمزی ایجاد شده سیتوپلاسم را کاملاً به بخش درونی دیواره‌ی یاخته‌ی گیاهی می‌چسباند (شکل ۴-۱۳) و سبب سختی تک‌تک یاخته‌های گیاهی می‌شود. فشار درونی این یاخته‌ها را فشار تورژسانس[1] گویند. شکل گیاهان علفی و فاقد چوب و بخش‌های جدید درختان و درختچه‌ها تا حد زیادی بستگی به تورژسانس یا تورم یاخته‌های منفرد آنها دارد. چون گیاهان شکل خود را براساس سختی یاخته به‌وسیله‌ی فشار تورژسانس نگه می‌دارند، لذا بدون آب کافی پژمرده می‌شوند.

1. Turgor Pressure



شکل ۴-۱۳. نیروی اسمزی نیرویی است هیدروستاتیک که در اثر انتشار مولکول‌های آب به درون‌یاخته به‌وجود می‌آید. الف) در یاخته‌های گیاهی، واکوئول بزرگ مرکزی حاوی تراکم زیادی از مواد حل‌شدنی است، لذا مولکول‌های آب گرایش به انتشار در درون‌یاخته دارند. در نتیجه‌ی ورود آب، یاخته‌ها به طرف دیواره‌ی سخت خود متورم می‌شوند. ب) اگر یک یاخته‌ی گیاهی در محلول ایزوتونیک قرار گیرد، یعنی تراکم محلول برابر با تراکم مواد حل‌شدنی واکوئول باشد، نیروی اسمزی وجود نخواهد داشت. ج) درحالی‌که اگر یک یاخته‌ی گیاهی در محلول هیپرتونیک قرار گیرد، آب از یاخته به خارج تراوش می‌کند و سبب چروکیدگی سیتوپلاسم و جداشدن آن از دیواره‌ی یاخته می‌شود.

خودآزمایی ۴-۳

۱. انتشار را تعریف کنید.

۲. سه واژه‌ی هیپوتونیک، هیپرتونیک و ایزوتونیک را با هم مقایسه کنید.

۳. اسمز را بیان کنید.

۴. فشار یا نیروی هیدروستاتیک را تعریف کنید.

۵. چه عاملی در دیواره‌ی باکتری‌ها سبب پایداری آنها در برابر نیروی هیدروستاتیکی درون‌یاخته می‌شود.

۶. پارامسی چگونه با فشار اسمزی مقابله می‌کند.

۷. تورژسانس را تعریف کنید.

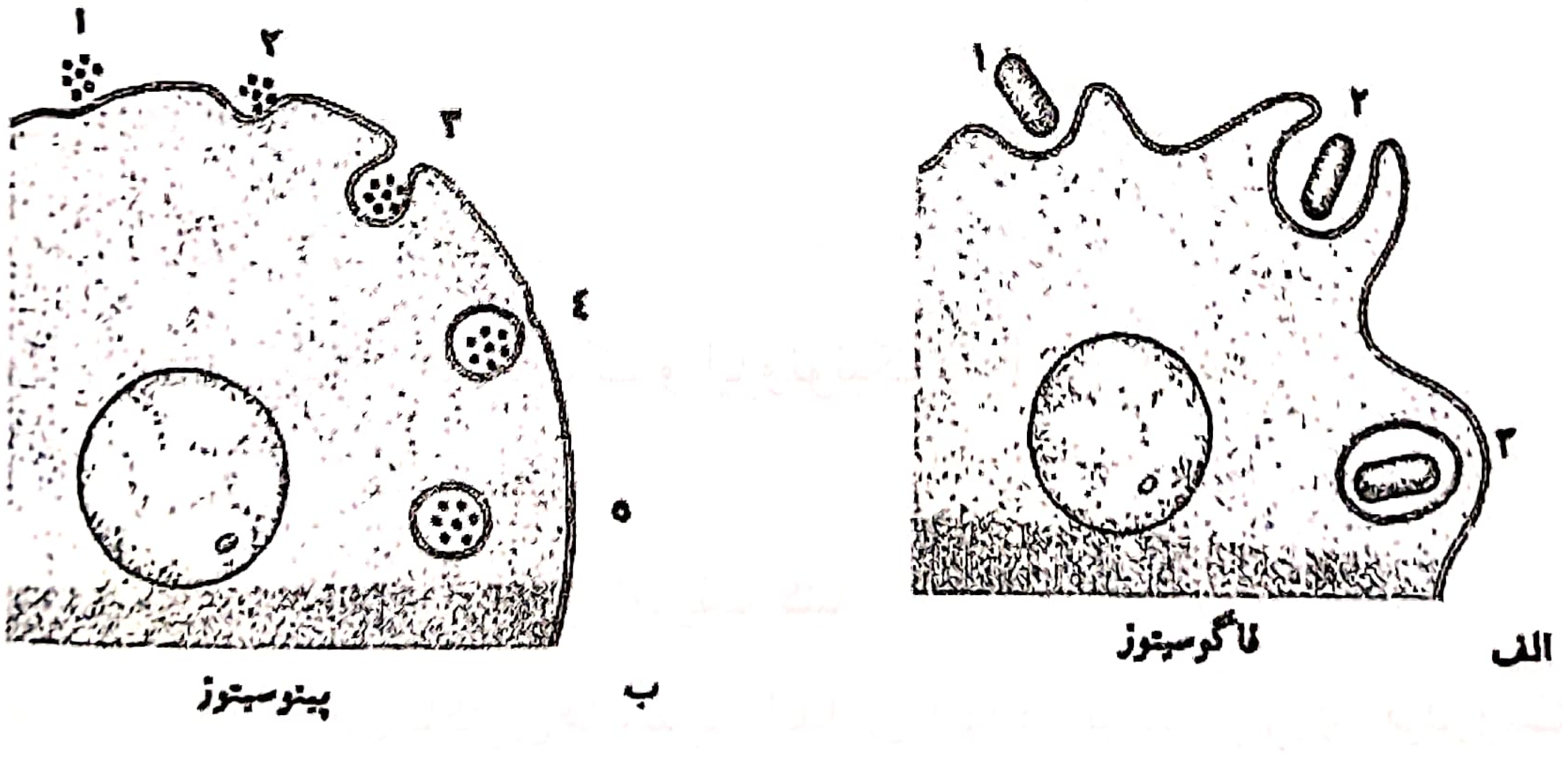
بحران متابولیسمی: ورود متابولیت‌ها

طبیعت لیپیدی غشاهای زیستی دو مسئله را برای رشد یاخته‌ها ایجاد می‌کند. نخستین

مسئله در بعضی جهات برگرداندن نیروی اسمزی است که درباره‌ی آن بحث شد. دومین مسئله ورود متابولیت‌هاست. متابولیت‌ها، که به‌عنوان غذای یاخته‌ها به‌کار می‌روند، برای بیشتر بخش‌های یاخته، مولکول‌های قطبی هستند و از بخش آب‌گریز لایه‌های لیپیدی عبور نمی‌کنند. پس چگونه موجودات قادرند مولکول‌های غذا را به درون یاخته وارد کنند؟ در مسیر تکاملی موجودات دوراه اساسی متفاوت به‌کار گرفته شده است:

۱. عبور مواد در نتیجه‌ی جوش‌خوردگی غشاها

همانند باکتری‌ها، در تک‌یاخته‌ای‌های با هسته‌ی مشخص، اسکلت سیتوپلاسمی متحرک سبب گسترش غشای یاخته به سمت خارج و به سوی ذرات غذایی می‌شود. غشا اطراف ذرات غذایی را احاطه کرده و آنها را دربر می‌گیرد و سپس دو لبه‌ی غشا به هم می‌رسند. به علت طبیعت آبگونه‌ی دو لایه‌ی لیپیدی،دو لبه‌ی غشا با هم جوش می‌خورند. این روند را آندوسیتوز[1] (شکل ۴-۱۴) گویند. در این روند، بخشی از مواد غذایی خارجی به‌صورت حبابچه[2] وارد سیتوپلاسم یاخته می‌شود.

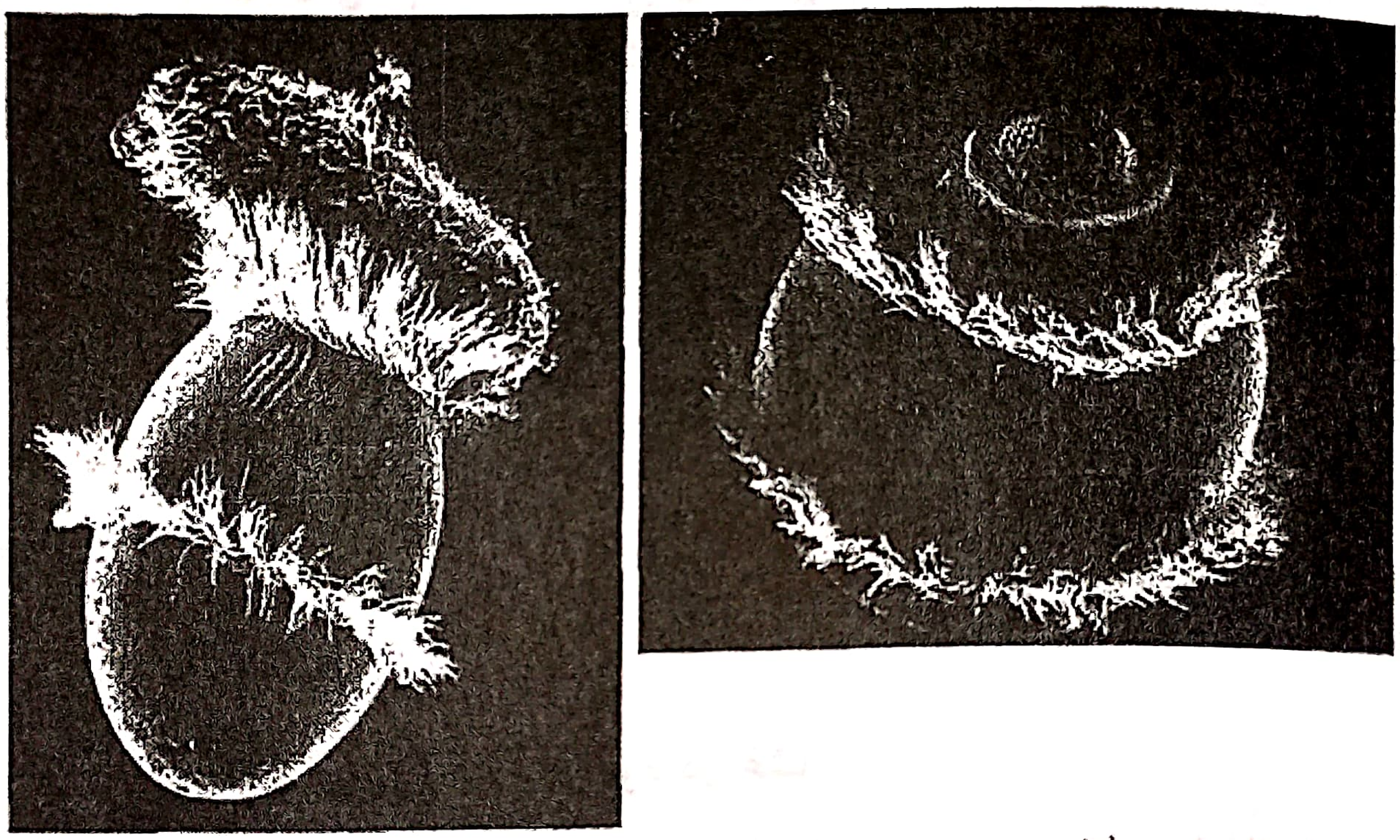


شکل ۴-۱۴. انواع آندوسیتوز: الف) فاگوسیتوز، بلع یاخته یا بخش‌های دیگر یاخته به‌وسیله‌ی یاخته‌هاست، ب) پینوسیتوز بلع مولکول‌های حل شده به‌وسیله‌ی یاخته‌هاست.

اگر موادی که به داخل یاخته وارد می‌شوند حاوی یک موجود (شکل ۴-۱۵) یا

1. endocytosis
2. vesicle

بخش‌های دیگری از مواد آلی باشند، این نوع ویژه از آندوسیتوز را، فاگوسیتوز[۱] یا بیگانه‌خواری گویند. هنگامی که مایع وارد شده به یاخته حاوی مولکول‌های حل شده باشد، این نوع آندوسیتوز را پینوسیتوز[۲] یا مایع‌خواری گویند. روند پینوسیتوز در یاخته‌های جانوران پریاخته‌های معمول است. مثلاً در انسان، یاخته‌های تخم به‌وسیله‌ی یاخته‌های محاط‌کننده محافظت می‌شوند، این یاخته‌های محافظ مواد غذایی را ترشح می‌کنند و یاخته‌های تخم در حال بلوغ، ذرات غذایی را از راه پینوسیتوز جذب می‌نمایند.



ب

الف

شکل ۴-۱۵. فاگوسیتوز در حال انجام: دیدینیوم ناسوتوم (Didinuim nasutum)، یکی از آغازیان تخم‌مرغی شکل، در حال خوردن جانور تک‌یاخته‌ای کوچک‌تری به‌نام پارامسی است: الف) آغاز خوردن طعمه، ب) پس از بلعیدن طعمه.

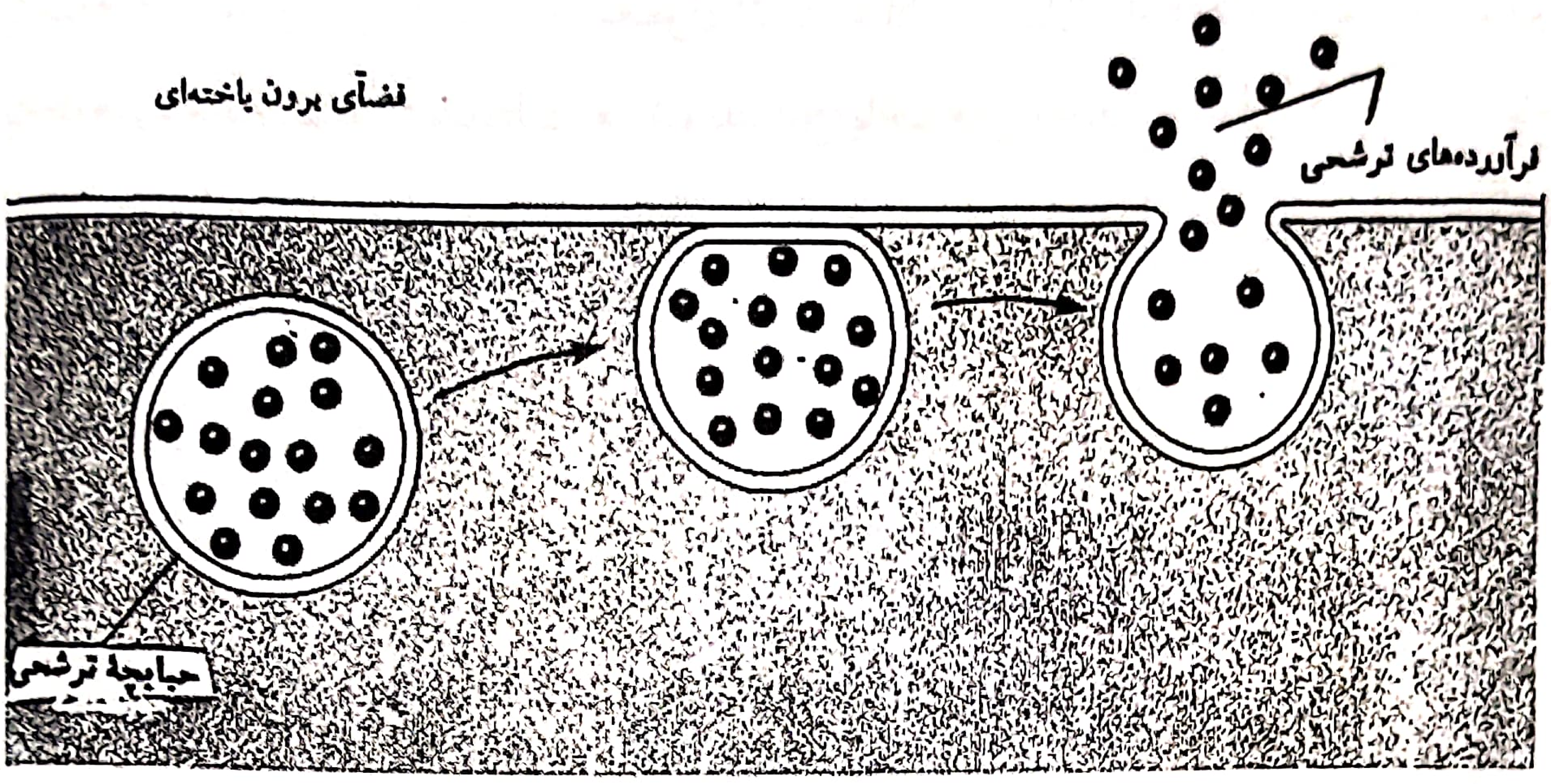
اگزوسیتوز، روند مخالف آندوسیتوز است (شکل ۴-۱۶)، بیرون راندن مواد از یاخته در اثر خروج آنها از حبابچه‌ها در سطح یاخته صورت می‌گیرد. درباره‌ی تشکیل چنین حبابچه‌های ترشحی به‌وسیله‌ی دستگاه گلژی در گفتارهای بعدی توضیح داده

---

۱. Phagocytosis: واژه‌ی یونانی مرکب از phagein به معنی خوردن و cytos به معنی یاخته است.

۲. Pinocytosis: از واژه‌ی یونانی Pinein به معنی آشامیدن.

خواهد شد. در گیاهان، این حبابچه‌ها از وسایل مهم صدور مواد از غشای پلاسمایی جهت ساختن دیواره‌ی یاخته هستند. در جانوران، بسیاری از یاخته‌ها برای ترشح تخصص یافته‌اند و برای اجرای این نقش از مکانیسم آندوسیتوز استفاده می‌کنند.



شکل ۴-۱۶. اگزوسیتوز. پروتئین‌ها و مولکول‌های دیگر یاخته‌ها در بسته‌های کوچکی به‌نام حبابچه‌ها ترشح می‌شوند. غشای این حبابچه‌ها با غشای یاخته جوش می‌خورد و مواد خود را به خارج از یاخته رها می‌سازد.

۲. عبور مواد از خلال کانال‌های موجود در غشا

آندوسیتوز روند سختی برای ورود مواد به داخل یاخته است و به مصرف انرژی زیاد نیاز دارد، چون مقدار قابل ملاحظه‌ای از حرکت غشا در این امور دخالت دارند. مهم‌تر اینکه آندوسیتوز انتخابی نیست، به‌ویژه هنگامی که روند پینوسیتوزی است، برای یاخته دشوار است که بین محلول‌های مختلف تفاوت بگذارد، و به بعضی از مولکول‌ها اجازه‌ی ورود بدهد و مانع ورود بقیه‌ی مولکول‌ها شود. توانایی تشخیص از راه کاملاً متفاوتی در یاخته به‌وجود آمده است. نقشی که این یاخته‌ها ایفا می‌کنند استفاده از پروتئین موزائیک فرو رفته در غشاهای زیستی است که سبب تراوایی انتخابی غشاها می‌شوند. بدین‌ترتیب غشا نسبت به بعضی مولکول‌ها تراوا و نسبت به مولکول‌های دیگر ناتراوا می‌شود.

کانال‌های پروتئین موجود در غشا بدون چربی هستند و بنابراین سدی را در مقابل مولکول‌های قطبی ایجاد نمی‌کنند. بعضی از کانال‌ها همانند سوراخ‌های

نان‌روغنی‌اند، نسبت به هر چیز کوچکی که در آنها فشرده شود باز هستند، بعضی‌ها بیشتر شبیه به کنتور مسافر شمار ایستگاه زیرزمینی‌اند و فقط هنگامی که بلیط صحیح در کنتور گذاشته شود، اجازه‌ی ورود می‌دهند. منفذهای موجود در غشای هسته (گفتار نهم) از نوع دوم هستند. این منفذها به اسیدهای نوکلئیک اجازه‌ی ورود می‌دهند، درحالی‌که مولکول‌های بسیار کوچک‌تر را به عقب می‌رانند. از آنجا که بیشتر حرکت مولکول‌ها به درون‌یاخته و یا بیرون از آن به‌وسیله‌ی طبیعت کانال‌های انتقالی غشا تعیین می‌شود، بقیه‌ی این گفتار را به بررسی توانایی این کانال‌ها اختصاص می‌دهیم.

مکانیسم‌های انتقال از طریق کانال‌ها

زیست‌شناسی غشاهای یاخته، عبارت است از زیست‌شناسی تراوایی انتخابی، فقط مولکول‌های ویژه‌ای برای ورود به یاخته و یا خروج از آن آزادند. تشخیص‌های صحیحی که غشا انجام می‌دهد مربوط به کانال‌های انتقالی موجود در آن است. شش نوع کانال در غشاهای یاخته‌های زنده وجود دارند (جدول ۴-۱). نمونه‌هایی از این کانال‌ها در باکتری‌ها نیز دیده می‌شوند. بنابراین، این کانال‌ها یکی از قدیمی‌ترین بخش‌های وراثت تکاملی ما را نشان می‌دهند. در دنباله‌ی مطلب به شرح این کانال‌ها می‌پردازیم.

جدول ۴-۱ انواع کانال‌های انتقالی غشا

کانال‌های غیرانتخابی	
کانال‌های باز	بعضی کانال‌ها ظاهراً نسبت به بیشتر مولکول‌های باز هستند، اگرچه ممکن است که همیشه باز نباشند.
کانال‌های انتخابی	
کانال‌های غیرفعال دوراهی	برخی مولکول‌ها آزادند که به درون‌یاخته یا بیرون از آن نفوذ کنند، اما از ورود و خروج برخی دیگر به علت اندازه یا خاصیت شیمیایی کانال جلوگیری می‌شود.
کانال‌های غیرفعال یک‌راهی	اگرچه کانال از عبور یک طرفه‌ی مواد جلوگیری نمی‌کند، اما این روند با دیگر روندها ممکن است از برگشت بعدی آنها ممانعت کنند.
کانال‌های فعال	لازمه‌ی عبور مواد، تغییر ساختار پروتئین انتقالی است که جزئی از کانال است، در این روند مولکول ATP تجزیه می‌شود.
کانال‌های جفت‌وجوری	عبور مواد از کانال غیرفعال ممکن است با فعالیت یک کانال فعال در اثر مصرف ATP یا الکترون‌های برانگیخته شده همراه باشد.
کانال‌های ترشحی	ریبوزوم‌های چسبیده به غشا ممکن است کانالی را برای سنتز پروتئین تشکیل دهند.

۱. کانال‌های باز

با آنکه بیشتر کانال‌های موجود در غشا در تشخیص اینکه کدام مولکول از آنها عبور کند، بسیار انتخابی هستند، اما بعضی کانال‌ها این ویژگی را ندارند. به‌عنوان مثال، در میان باکتری‌ها، در باکتری‌های گرم منفی غشای دو لایه‌ی لیپیدی پسین به‌وجود آمده است که حجره‌ی بین دیواره‌ی یاخته و غشای پلاسمایی درونی را احاطه می‌کند. این حجره را فضای «پری‌پلاسمی»[1] نامند. در این فضا، پروتئین‌های انتقالی فراوانی وجود دارند که به قند و متابولیت‌های دیگر متصل می‌شوند و به عبور آنها از غشای پلاسمایی کمک می‌کنند.

چگونه این متابولیت‌ها از دیواره‌ی بیرونی عبور می‌کنند؟ اینها از میان کانال‌های ویژه باز این عمل را انجام می‌دهند. غشای بیرونی با «کانال‌های باز»[2] متعددی تزیین شده است، هر کانال از پروتئین انتقالی به‌نام پورین[3] تشکیل شده است. هر مولکول کوچک‌تر از اندازه‌ی قند بزرگ مونوساکارید می‌تواند بدون مانع و از طریق روند انتشار از این سوراخ‌ها عبور کند. از این طریق، متابولیت‌های کوچک قطبی مانند گلوکوز به آسانی از دیواره‌ی خارجی عبور می‌کنند و وارد فضای پری‌پلاسمایی می‌شوند و از آنجا توسط سیستم انتقالی به درون‌یاخته منتقل می‌گردند.

از سوی دیگر، مولکول‌های کوچک غیرقطبی، برای عبور از کانال‌های پورین دشواری‌هایی دارند. با آنکه کانال‌ها باز هستند، واحدهای پورین که به‌صورت آسترکانال‌ها قرار گرفته‌اند، دارای گروه‌های قطبی و باردار سطحی‌اند، لذا مولکول‌های غیرقطبی را دفع می‌کنند. مولکول‌های غیرقطبی، همانند مولکول‌های قطبی بزرگ‌تر، نظیر قندهای دی‌ساکارید، باید از کانال‌های دیگر غشای بیرونی عبور کنند. این کانال‌ها بعداً توضیح داده می‌شوند.

کانال‌های باز فقط در غشاهای بیرونی باکتری‌های گرم منفی وجود ندارد. همانند این کانال‌ها که از مولکول‌های شبیه پورین تشکیل شده‌اند، در غشاهای بیرونی میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها وجود دارند. وجود این کانال‌ها در غشاهای این دو اندامک شگفت‌آور نیست، زیرا میتوکندری‌های و کلروپلاست‌ها باکتری‌های باقی‌مانده‌ای هستند که از ساکنان دایمی سیتوپلاسم یوکاریوت‌ها شده‌اند.

---

1. Periplasmic space
2. Open channels
3. porin

شاید جالب‌ترین کانال‌های باز، کانال‌های بین‌یاخته‌های مجاور در یوکاریوت‌های پریاخته‌ای باشند. در جانوران، این کانال‌های باز را که بین غشاهای پلاسمایی مجاور وجود دارند، «پیوندهای فاصله‌دار»[1] می‌نامند. این کانال‌ها به‌عنوان راه‌های عبور بین‌یاخته‌های مجاور عمل می‌کنند. قطر این منافذ ۲۰ نانومتر است و از پروتئین‌های انتقالی غشا تشکیل شده‌اند که همانند فضای بدون یاخته‌ای بین آنها، از عرض دو غشا بیرون آمده‌اند. این پیوندها شبیه تونل‌هایی هستند که از فضای بدون یاخته‌ای بین دو غشا می‌گذرند. چنین منافذ بزرگی به عبور آزادانه‌ی بیشتر متابولیت‌ها مانند قندها، اسیدهای امینه، یا نوکلئوتیدها اجازه می‌دهد، درحالی‌که از عبور مولکول‌های بزرگی چون پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک جلوگیری می‌کند. چون پیوندهای فاصله‌دار اجازه‌ی عبور مواد غذایی را از یاخته‌ای به یاخته‌ی دیگر می‌دهند، لذا از نظر فیزیولوژیکی نقش مهمی را در بافت‌ها ایفا می‌کنند.

کانال‌های باز بین‌یاخته‌های مجاور گیاهی نیز به‌وجود می‌آیند. این گونه کانال‌ها پلاسمودسم نامیده می‌شوند، این کانال‌ها نه تنها از غشاهای پلاسمایی هر دو یاخته‌ی مجاور عبور می‌کنند، بلکه از دیواره‌های ضخیم یاخته‌ای دو یاخته‌ی مجاور هم می‌گذرند.

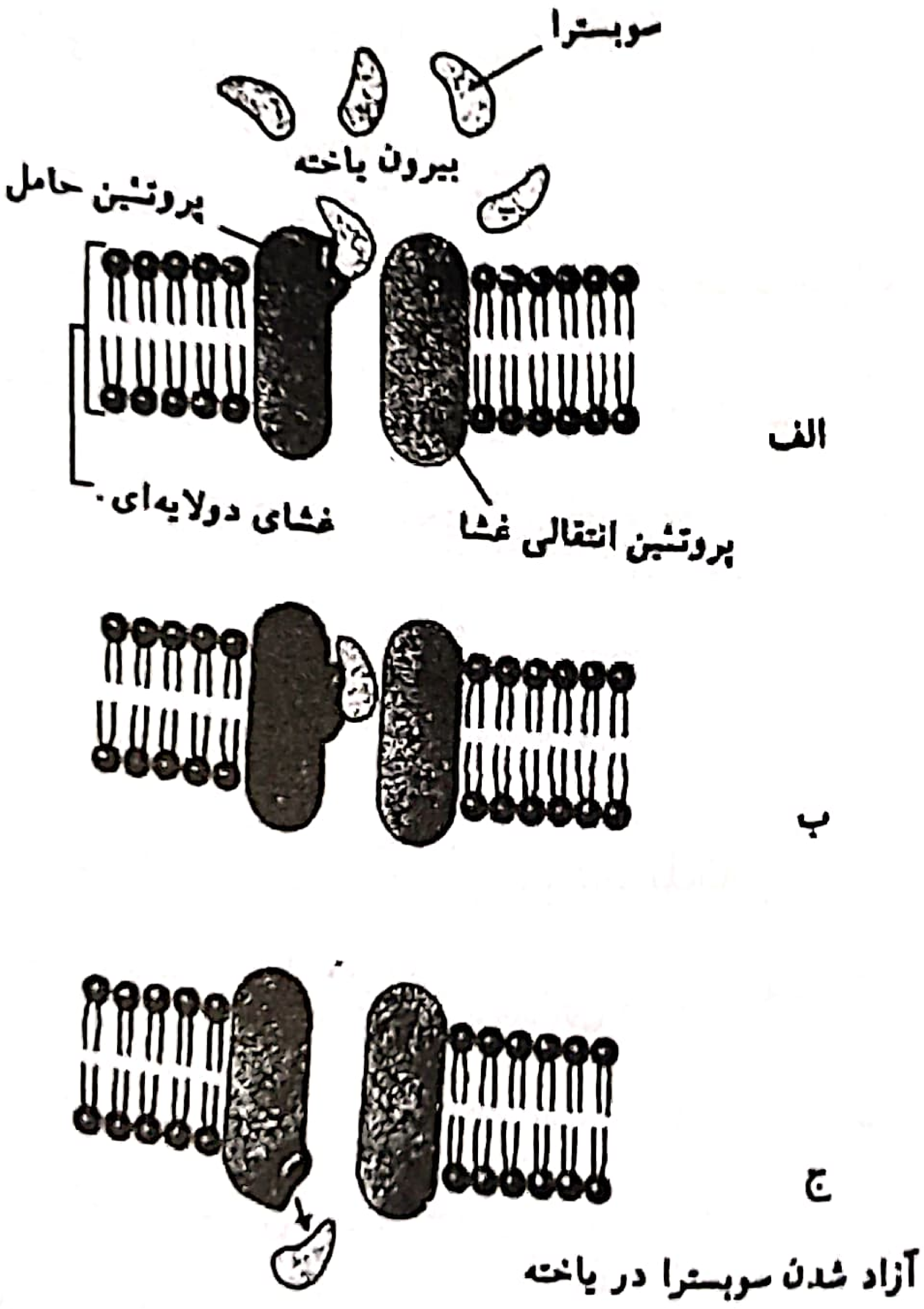
۲. کانال‌های غیرفعال دوراهی: انتشار تسهیل شده

بعضی از مهم‌ترین کانال‌های غشای یاخته باز نبوده، بلکه بسیار انتخابی هستند و فقط به مولکول‌های ویژه‌ای در هر مسیر اجازه‌ی عبور می‌دهند. به‌عنوان مثال، از کانال آنیون موجود در غشاهای گویچه‌های قرمز خون مهره‌داران را می‌توان نام برد. این کانال در انتقال اکسیژن از این یاخته‌ها نقش کلیدی دارد. کانال‌های آنیون غشای گویچه‌ی قرمز خون به آسانی یون‌کلرید (Cl^-) یا کربنات (HCO_3^-) را عبور می‌دهد. حرکت یون‌ها در اثر انتشار بین کانال‌های غشای گویچه‌های قرمز را می‌توان نشان داد: اگر یون‌کلرید (Cl^-) بیشتری در درون‌یاخته باشد، حرکت یون‌ها به سمت بیرون است، درحالی‌که اگر یون‌کلرید (Cl^-) بیشتری در بیرون یاخته باشد، در این صورت حرکت آنها به سمت درون‌یاخته خواهد بود. چون حرکت یون همیشه به سمت مسیری است که تراکم یون کمتر است، پس این روند انتقال نوعی انتشار است.

---

1. Gap junctions

آیا این کانال‌های منفذهای ساده‌ای در غشا هستند و به یون‌های مذکور اختصاص دارند؟ به هیچ وجه چنین نیست. اگر آزمایش فرضی خود را تکرار کنیم و تراکم یون‌کلرید (Cl^-) را در بیرون یاخته به‌طور تصاعدی افزایش دهیم، میزان حرکت یون‌کلرید (Cl^-) به درون‌یاخته تا نقطه‌ی معینی افزایش می‌یابد و پس از آن با افزایش یون‌کلرید (Cl^-) در بیرون یاخته، دیگر تراکم آن در درون‌یاخته افزایش نمی‌یابد. علت این امر، آن است که این یون‌ها به‌وسیله‌ی حمل‌کننده‌ها (حاملین) از غشا عبور می‌کنند و همه‌ی حمل‌کننده‌ها دست به‌کارند: در این صورت می‌گوییم که حمل‌کننده‌ها به نقطه‌ی اشباع رسیده‌اند. انتقال این آنیون‌ها، انتشاری است که به‌وسیله‌ی یک حامل تسهیل شده است. چنین روند انتقالی را «انتشار تسهیل‌شده»[1] می‌نامیم (شکل ۴-۱۷).



شکل ۴-۱۷. انتشار تسهیل‌شده روندی است که در آن یک حامل واسطه‌ی انتقال است. الف) مولکولی که از بیرون یاخته به درون آن منتقل می‌شود می‌تواند یون Cl^-، یک مولکول قند یا هر مولکول سوبسترای دیگری باشد که به پروتئین حامل ویژه‌ای متصل می‌شود. این اتصال انتخابی است، پروتئین حامل فقط به یک یا چند نوع مولکول‌های سوبسترا می‌چسبد. ب) پروتئین حامل، مولکول سوبسترا را از میان کانال پروتئینی به سمت دیگر غشا منتقل می‌کند. کانالی که در این شکل در برش عرضی رسم شده است، معمولاً شکل پیچیده‌تری دارد. ج) پروتئین حامل، مسافر خود یعنی مولکول سوبسترا را در درون‌یاخته آزاد می‌کند.

1. facilated diffusion

مولکول‌های دیگر، به‌ویژه قندها، نیز در انتشار تسهیل‌شده به درون یا بیرون یاخته عبور می‌کنند (شکل ۴-۱۸)، و عبور آنها نیز به کمک کانال‌های ایجاد شده به‌وسیله‌ی پروتئین‌های انتقالی غشا همانند کانال‌های آنیون انجام می‌گیرد.

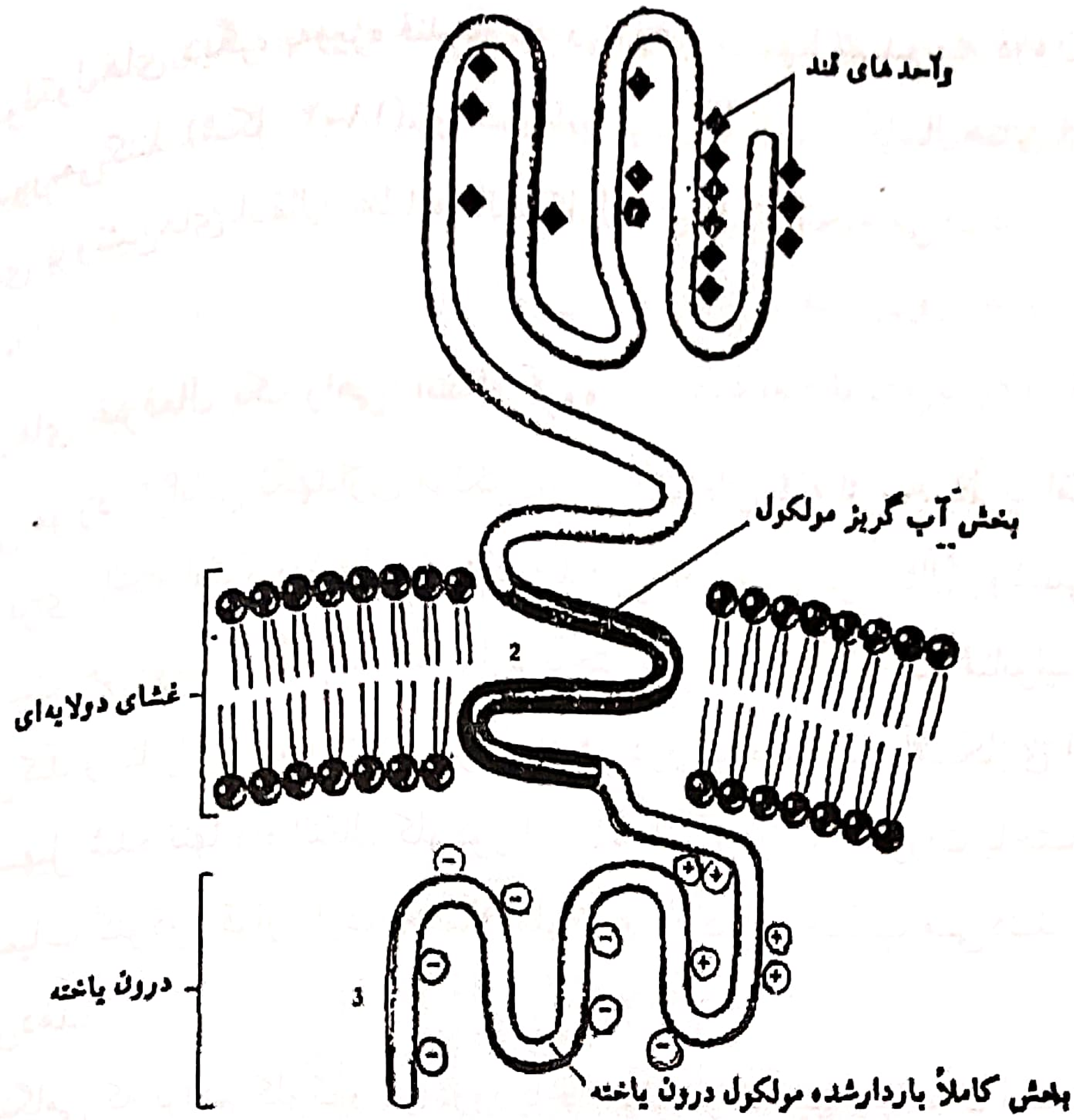
۳. کانال‌های غیرفعال یک راهی: انتقال گروه

در بعضی موارد، توانایی نگهداری مولکول‌های ویژه‌ای که از محیط پیرامون گرفته شده‌اند، برای یاخته امتیاز به‌شمار می‌رود. قندهایی چون گلوکوز مثال روشنی از چنین موادی است. هر مولکول گلوکوز که وارد یاخته می‌شود، سوخت متابولیسمی آن را تأمین می‌کند و بنابراین جمع کردن این مواد در درون‌یاخته امتیاز آشکاری است. اگر انتشار تسهیل شده تنها راه انتقال گلوکوز از غشا باشد، در این صورت یاخته‌ای که در محیطِ کمیابِ گلوکوز قرار دارد، احتمالاً گلوکوز را کمتر جذب می‌کند و بیشتر از دست می‌دهد.

هنگامی که تراکم گلوکوز در درون‌یاخته بیش از محیط پیرامون است و یاخته می‌خواهد این تراکم را حفظ کند، در این صورت بسیاری از یاخته‌ها هنگامی انتقال مولکول‌های قند به درون‌یاخته، آنها را فسفریل‌دار کرده و از خروجشان جلوگیری می‌کنند. بدین سان، «فسفریل‌دار کردن»[1] گلوکوز سبب انتقال گروه فسفات (PO_4^-) از ATP به مولکول قند می‌شود و در نتیجه سبب جلوگیری از خروج بعدی آن از یاخته می‌گردد. علت جلوگیری از خروج این گلوکوز آن است که مولکول قند جدیدی که در اثر اتصال به گروه فسفات بار منفی پیدا کرده نمی‌تواند به سطح درونی غشا که از میان کانال آن عبور کرده دست یابد، زیرا لیپید موجود در غشا بار منفی دارد و لذا گروه فسفات را، که آن هم بار منفی دارد، دفع می‌کند. این روش عقب راندن مولکولی که اساساً قادر به عبور از غشا بوده و سپس توانایی این نقش را از دست داده است، «انتقال گروه»[2] گویند. در این نوع انتقال، یک گروه فسفات از ATP به قند منتقل می‌شود. قند فسفات‌دار موجود در یاخته با قند بدون فسفات تفاوت دارد، بنابراین تراکم زیاد قند فسفات‌دار موجود در یاخته، سد اسمزی را در مقابل ورود قند کمیاب بیرونی ایجاد نمی‌کند.

---

1. phosphorylation
2. Group translocation



شکل ۴-۱۸ یکی از بزرگ‌ترین کانال‌های انتقال قند، کانال قند «گلیکوفورین A» (glycophorin A) است که جدیداً جدا شده و اجزاء ساختاری آن تعیین گردیده است. این کانال دارای سه ناحیه‌ی کاملاً متفاوت و مجزاست: ۱. کربوهیدرات‌ها به دنباله‌ی پروتئین‌های خارج شده از غشا چسبیده‌اند؛ ۲. ناحیه مرکزی حاوی یک رشته اسیدهای امینه‌ی آب گریز هستند که غوطه‌وری این بخش از پروتئین را در میان غشای دو لایه‌ای لیپیدی تسهیل می‌کنند؛ ۳. انتهای پروتئین وارد شده به درون‌یاخته حاوی یک رشته اسیدهای آمینه است که بسیاری از آنها قطبی و یونی شده‌اند و موجب می‌شوند که بخش درونی کانال دارای بار منفی گردد.

۴. کانال‌های فعال

قندها تنها مولکول‌هایی نیستند که با وجود تفاوت تراکم از غشای یاخته عبور می‌کنند. مولکول‌های بسیار دیگری نیز وجود دارند که یاخته به آنها اجازه‌ی عبور می‌دهد، اما آنها در تراکم کاملاً متفاوتی با محیط پیرامون، در درون‌یاخته باقی می‌مانند. در همه‌ی این موارد، یاخته باید برای نگاهداری تفاوت غلظت، انرژی مصرف کند. این نوع انتقال که نیاز به صرف انرژی دارد، «انتقال فعال»[1] نامیده می‌شود. انتقال فعال ممکن است

1. Active transport

سبب تراکم بیشتر یک ماده در درون‌یاخته نسبت به محیط بیرون شود و این عمل با صرف انرژی برای وارد کردن مولکول‌های بیشتری به درون‌یاخته انجام می‌شود تا بدین‌ترتیب مولکول‌ها به‌وسیله‌ی انتشار وارد یاخته شوند؛ در عین حال انتقال فعال ممکن است با صرف انرژی برای بیرون راندن مولکول‌ها، تراکم آنها را در درون‌یاخته کمتر از خارج آن نگاه دارد.

انتقال فعال یکی از مهم‌ترین نقش‌های هر یاخته است. یاخته در اثر انتقال فعال می‌تواند متابولیت‌ها را در خود جمع کند. بدون این انتقال، بدن انسان توانایی جذب قند از خون را ندارد، زیرا تراکم گلوکوز در یاخته بیشتر از خون است. تصور کنید که چقدر مشکل است زنده ماندن با گدایی کردن از کسانی که کمتر از شما دارند. انتقال فعال به یاخته امکان می‌دهد که با مصرف ATP، مولکول‌هایی را که در حال حاضر با تراکم زیاد در آن وجود دارند، باز هم به درون خود وارد کند.

مولکول‌های بسیاری هستند که یاخته، با وجود تفاوت غلظت، آنها را جذب می‌کند یا به بیرون می‌راند. این مولکول‌های متفاوت، که تعدادشان فراوان است، انواع بسیاری از کانال‌های انتقالی را با تراوایی انتخابی در اختیار دارند. بعضی از این کانال‌ها نسبت به یک یا چند قند، بعضی دیگر نسبت به اسیدهای امینه‌ی، دارای اندازه‌ی معین و بقیه نسبت به یون ویژه یا نوکلئوئید تراوا هستند. احتمالاً انتظار می‌رود که انتقال فعال در هر یک از این کانال‌ها رخ دهد، ولی چنین نیست. یک کانال بزرگ انتقال فعال در غشای یاخته وجود دارد که یون‌های سدیم و پتاسیم را منتقل می‌کند. بقیه‌ی کانال‌ها فعالیت خود را با این کانال مهم جور می‌کنند. بسیاری از کانال‌های متمرکزکننده‌ی متابولیت و یون در غشا، «کانال‌های جفت و جور»[1] نامیده می‌شوند. در دنباله‌ی بحث ابتدا از کانال سدیم ـ پتاسیم گفتگو می‌کنیم و سپس کانال‌های جفت و جوری را بررسی خواهیم کرد.

تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم

بیش از $\frac{۱}{۳}$ کل انرژی ATP که به‌وسیله‌ی یاخته‌ی در حال استراحت به‌کار برده می‌شود، برای انتقال فعال یون‌های سدیم (Na^+) و پتاسیم (K^+) مصرف می‌گردد. کانال

1. coupled channels

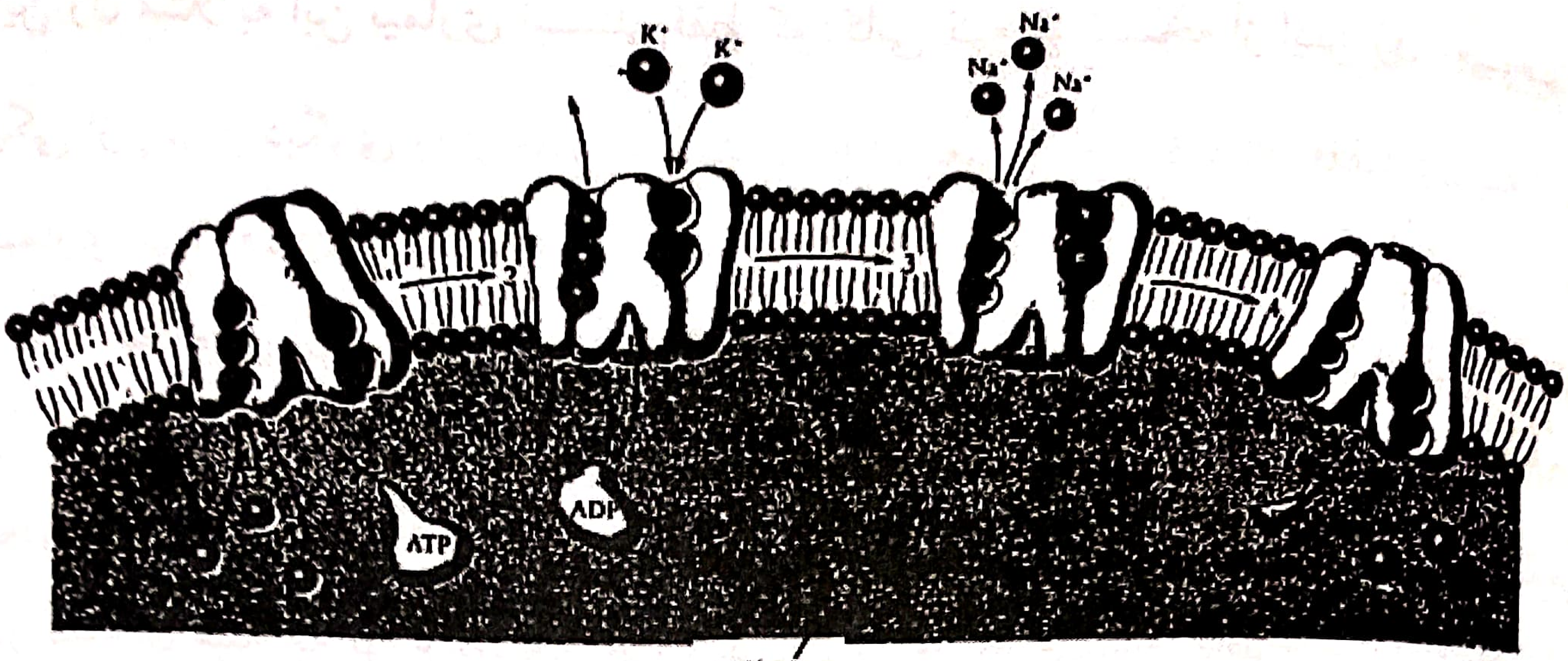
قابل توجهی که به‌وسیله‌ی آن یون‌ها از غشای یاخته عبور می‌کنند، تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم نام دارد. در بیشتر یاخته‌های جانوری، تراکم یون سدیم کمتر و تراکم یون پتاسیم بیشتر از محیط پیرامون یاخته است. یاخته‌ها این تفاوت تراکم را با بیرون راندن فعال یون‌های سدیم و کشیدن پتاسیم به درون خود حفظ می‌کنند. انتقال این یون‌ها به‌وسیله‌ی کانال پروتئینی انتقالی غشا انجام می‌گیرد که بسیار اختصاصی‌اند (شکل ۴-۱۹)، و عبور از این کانال سبب ایجاد تغییرات ساختاری در پروتئین موجود در کانال می‌شود. این تغییرات، همانند بسیاری از روندهای دیگر یاخته، در اثر هیدرولیز ATP صورت می‌گیرد.

ویژگی اساسی تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم این است که روند انتقال فعال سبب انتقال یون‌های سدیم و پتاسیم از نواحی واجد تراکم کمتر به نواحی دارای تراکم بیشتر می‌شود. این روند مخالف روند انتشار است، و فقط در اثر مصرف ثابت انرژی متابولیسمی به‌صورت ATP به‌وجود می‌آید. بعضی از غشاها محتوی تعداد زیادی کانال‌های سدیم ـ پتاسیم هستند، درحالی‌که تعداد این کانال‌ها در بقیه کم است. تغییر ساختاری که در یک کانال ویژه صورت می‌گیرد، بسیار سریع است. هنگامی که یک کانال کاملاً فعال است، توانایی انتقال ۳۰۰ یون (Na^+) را در هر ثانیه دارد و برای انجام این عمل، ۱۰۰ مولکول ATP مصرف می‌کند.

مطالعه‌ی اختیاری

کانال‌های کلرید و تورم کیسه‌ی صفرا

تورم بافت‌های کیسه‌ی صفرا بیماری کشنده‌ی انسانی است که در آن بافت‌های آلوده شده موکوس ضخیمی ترشح می‌کنند که مسیر هوای شش‌ها را مسدود می‌کند. این ترشحات راه‌های لوزالمعده و جگر را هم مسدود می‌سازند. بنابراین تعدادی از بیمارانی هم که از بیماری ششی نمی‌میرند، در اثر کارنکردن کبد تلف می‌شوند. تورم کیسه‌ی صفرا معمولاً به‌عنوان بیماری کودکان تلقی می‌شود، چون بعضی از آنان تا حدی زنده می‌مانند تا به مرحله‌ی بلوغ برسند. هیچ راه معالجه‌ای برای این بیماری وجود ندارد.



شکل ۴-۱۹. تلمبه‌ی سدیم - پتاسیم. ATP، که سبب انتقال فعال کانال می‌شود، نقش مهمی را در زیست‌شناسی مهره‌داران ایفا می‌کند. ATP مسئول به‌وجود آوردن اختلاف بار الکتریکی بین درون و بیرون یاخته‌ی عصبی است و تمامی فعالیت یاخته‌ی عصبی به این اختلاف بار بستگی دارد. به‌علاوه، بسیاری از روندهای انتقالی دیگر که در اثر تلمبه‌ی سدیم - پتاسیم ایجاد می‌شوند، در این کانال صورت می‌گیرند. عمل تلمبه در اثر یک‌سری تغییرات ساختاری در پروتئین انتقالی غشا انجام می‌گیرد: در مرحله‌ی اول، سه مولکول سدیم به انتهای درونی دو جزء پروتئین متصل می‌شوند و سبب تغییر ساختاری پروتئین انتقالی غشا می‌گردند. در مرحله‌ی دوم، این ترکیب جدید به یک مولکول ATP متصل می‌شود و آن را به ADP + Pi تجزیه می‌کند؛ ADP آزاد می‌شود ولی فسفات انتهایی آن متصل به ترکیب جدید باقی می‌ماند. در مرحله‌ی سوم اتصال فسفات به ترکیب جدید باعث تغییر ساختار ثانوی آن می‌گردد. این تغییر موجب عبور سه یون +Na از غشا می‌شود و یون‌ها در سطح بیرونی یاخته قرار می‌گیرند. این ترکیب در ساختار جدید گرایش بسیار کمی به یون‌های سدیم دارد، لذا از آنها جدا می‌شود. برعکس، گرایش نسبتاً شدیدی به یون‌های پتاسیم دارد، لذا به محض جداشدن از یون‌های سدیم به دو یون پتاسیم متصل می‌شود. در مرحله‌ی چهارم اتصال یون‌های پتاسیم به ترکیب جدید دوباره سبب تغییر ساختاری آن می‌گردد، در نتیجه گروه فسفات آزاد می‌شود و ترکیب جدید شکل اصلی خود را باز می‌یابد، و دو یون پتاسیم در سطح درونی غشای یاخته قرار می‌گیرند. ترکیب جدید گرایش کمی نسبت به یون‌های پتاسیم نشان می‌دهد، بنابراین دو یون پتاسیم از آن جداشده و به درون‌یاخته رها می‌شوند. این ترکیب میل زیادی برای اتصال به یون‌های سدیم دارد. هنگامی که این یون‌ها به این ترکیب می‌چسبند، چرخه‌ی تلمبه‌ی دیگری آغاز می‌شود.

تورم کیسه‌ی صفرا بیماری ژنتیکی است که در اثر وجود نقص در ژنی که از والد به فرزند می‌رسد ایجاد می‌شود. این بیماری متداول‌ترین بیماری کشنده‌ی ژنتیکی قفقازی‌هاست. $\frac{۱}{۲۰}$ افراد حداقل دارای یک نسخه از این ژن معیوب‌اند. بیشتر حاملین

این ژن مبتلا به این بیماری نیستند، فقط کودکانی که دو نسخه از این ژن معیوب را یکی از پدر و دیگری را از مادر به ارث برده‌اند، یعنی $\frac{۱}{۱۸۰۰}$ کودکان قفقازی، به این بیماری مبتلا هستند.

مطالعه‌ی این بیماری دشوار است. بسیاری از اندام‌ها تحت تأثیر قرار می‌گیرند. ولی هنوز طبیعت ژن معیوب مسئول این بیماری مشخص نشده است. در سال ۱۹۸۵، نخستین مشاهده انجام گرفت. پژوهشگری به‌نام کوئین‌تن[1]، متوجه یک ویژگی عمومی در بیماران مبتلا به تورم کیسه‌ی صفرا گردید. عرق این بیماران به‌طور غیرطبیعی شور بود، لذا او آزمایش زیر را انجام داد: مجرای عرق را از بخش کوچکی از پوست جدا کرد و در محلول کلرورسدیم (NaCl) قرار داد. تراکم این نمک ۳ برابر تراکم آن در مجرای عرق بود. سپس مسیر حرکت یون‌ها را رسم کرد. انتشار سبب راندن یون‌های سدیم و کلر به درون مجرا شد، زیرا تراکم این یون‌ها در بیرون بیشتر بود. در پوست جدا شده از بدن افراد طبیعی، یون‌های سدیمی که وارد مجرا می‌شوند، در اثر تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم انتقال می‌یابند؛ در پی آن یون‌های کلر از کانال‌های غیرفعال عبور می‌کند. هر دو یون به آسانی از غشا می‌گذرند. در پوست جداشده از بدن بیماران مبتلا به تورم کیسه‌ی صفرا، تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم، یون‌های سدیم را به درون مجرا منتقل می‌کند، اما یون‌های کلر وارد نمی‌شوند. کانال‌های غیرفعال کلرید در این افراد عمل نمی‌کنند.

به نظر می‌رسد که تورم کیسه‌ی صفرا، در اثر وجود کانال معیوبی در غشاها باشد، کانالی که یون‌های کلر را در سرتاسر غشاهای طبیعی افراد منتقل می‌کند ولی در بیماران مبتلا فعالیت ندارد. معلوم نیست که نقص ژنتیکی در اثر تغییر خود پروتئین انتقالی غشاست یا تغییر در آنزیمی که آن پروتئین را با اتصال مولکول‌های قند به آن تغییر می‌دهد.

پژوهشگران فعالانه می‌کوشند تا ژن مسئول به رمز درآوردن پروتئین انتقالی غشا را جدا کنند و آن را مورد مطالعه قرار دهند. اگر این ژن در بیماران مبتلا به تورم کیسه‌ی صفرا با ژن موجود در افراد سالم متفاوت باشد، در این صورت دانشمندان اثر اساسی این بیماری را تشخیص خواهند داد و در صدد پیدا کردن راه معالجه‌ی آن

1. Paul Quinton

برخواهند آمد.

خودآزمایی ۴-۴

۱. واژه‌های فاگوسیتوز، پینوسیتوز و اگزوسیتوز را تعریف کنید.

۲. چگونه غشا موادی را که باید از آن عبور کنند، تشخیص می‌دهد؟

۳. کانال‌های باز در کدام اندامک‌ها دیده می‌شوند؟ چرا این کانال‌ها در اندامک‌های دیگر مشاهده نمی‌شوند؟

۴. پیوندهای فاصله‌دار، جزء کدام نوع کانال هستند؟ این پیوندها در پروکاریوت‌ها دیده می‌شوند یا در یوکاریوت‌ها؟ ساختار و نقش این پیوندها را بنویسید.

۵. انتشار تسهیل شده را در چند سطر با ذکر مثال بیان کنید.

۶. مکانیسم کانال‌های یک راهی غیرفعال (انتقال گروه) را توضیح دهید.

۷. ویژگی اساسی تلمبه‌ی سدیم و پتاسیم چیست؟

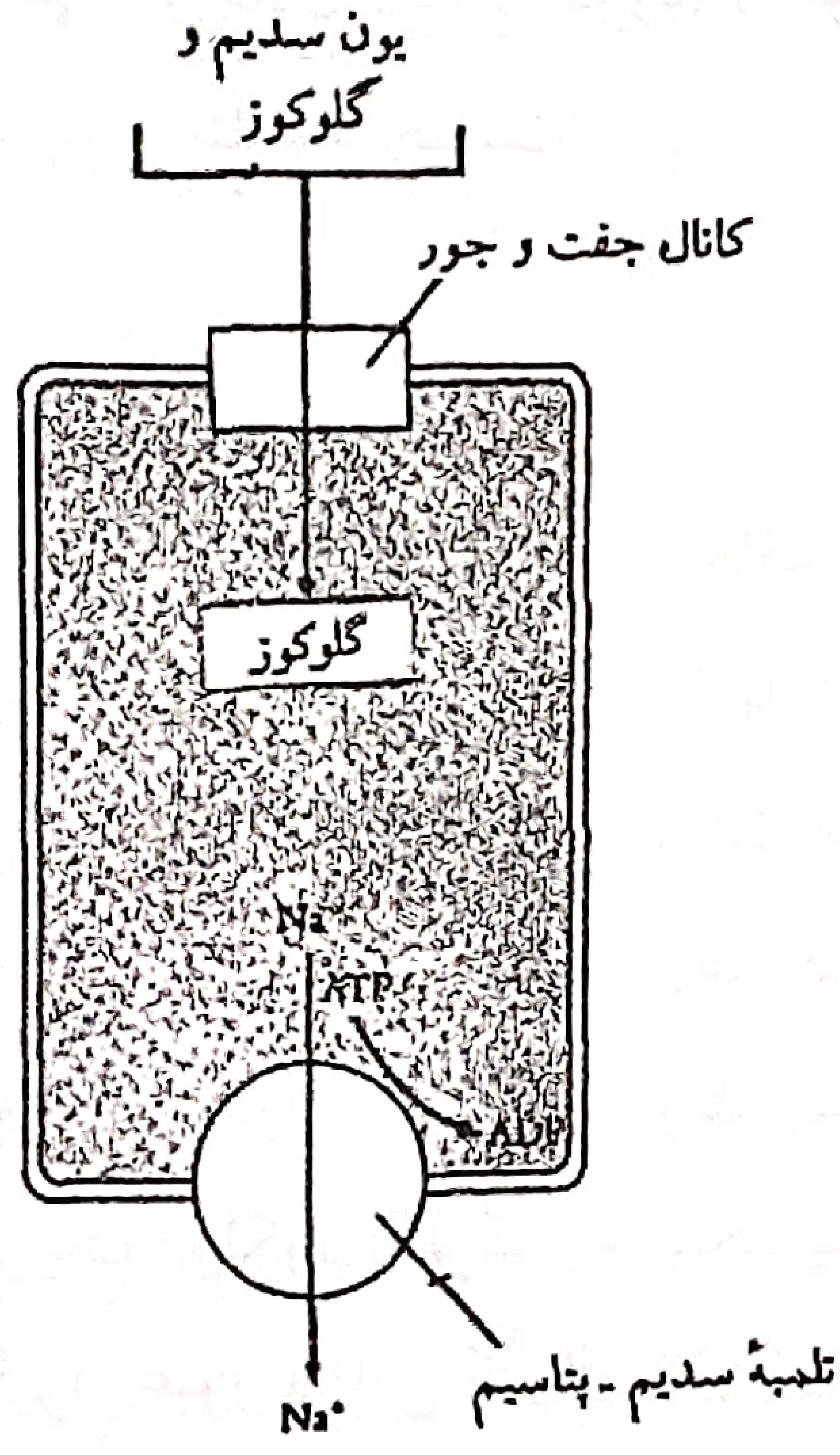
۵. کانال‌های جفت و جور

تجمع بسیاری از اسیدهای آمینه و قندها در یاخته برخلاف شیب تراکم صورت می‌گیرد و به این ترتیب مولکول‌های محیط پیرامون که تراکم آنها کمتر از درون یاخته است، در یاخته جمع می‌شوند. در این شکل از انتقال فعال، حرکت مولکول‌ها از غشای یاخته با صرف ATP و تجزیه‌ی آن همراه نیست، زیرا مولکول‌ها خود با حرکت غیرفعال در کانال جفت و جور به همراه یون سدیم منتقل می‌شوند. به‌عنوان مثال، انتقال فعال گلوکوز در اثر عبور همزمان یک مولکول گلوکوز و یک یون سدیم بدون تجزیه‌ی ATP، از کانال صورت می‌گیرد. عبور از این کانال جفت و جور به‌وسیله‌ی انتشار تسهیل شده انجام می‌گیرد، چون تراکم یون‌های سدیم در درون‌یاخته کمتر است، لذا کانال‌های جفت و جور انتقال فعال را انجام می‌دهند: تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم سبب پایین نگاه‌داشتن تراکم سدیم در درون یاخته نسبت به بیرون آن می‌شود. تراکم کمتر سدیم در درون‌یاخته (که باعث ایجاد بار الکتریکی منفی بیشتری در درون‌یاخته می‌شود) سبب ایجاد شیب تراکم برای یون‌های سدیم در کانال‌های جفت و جور می‌گردد. در این صورت پروتئین انتقالی غشای کانال همراه فقط هنگامی به‌عنوان حامل

یون سدیم عمل می‌کند که قند یا اسیدآمینه به پروتئین سطح بیرونی متصل باشد. در نتیجه‌ی انتشار تسهیل شده، ورود یون سدیم، سبب ورود قند یا اسیدآمینه به داخل یاخته می‌شود.

۶. تلمبه‌ی پروتونی

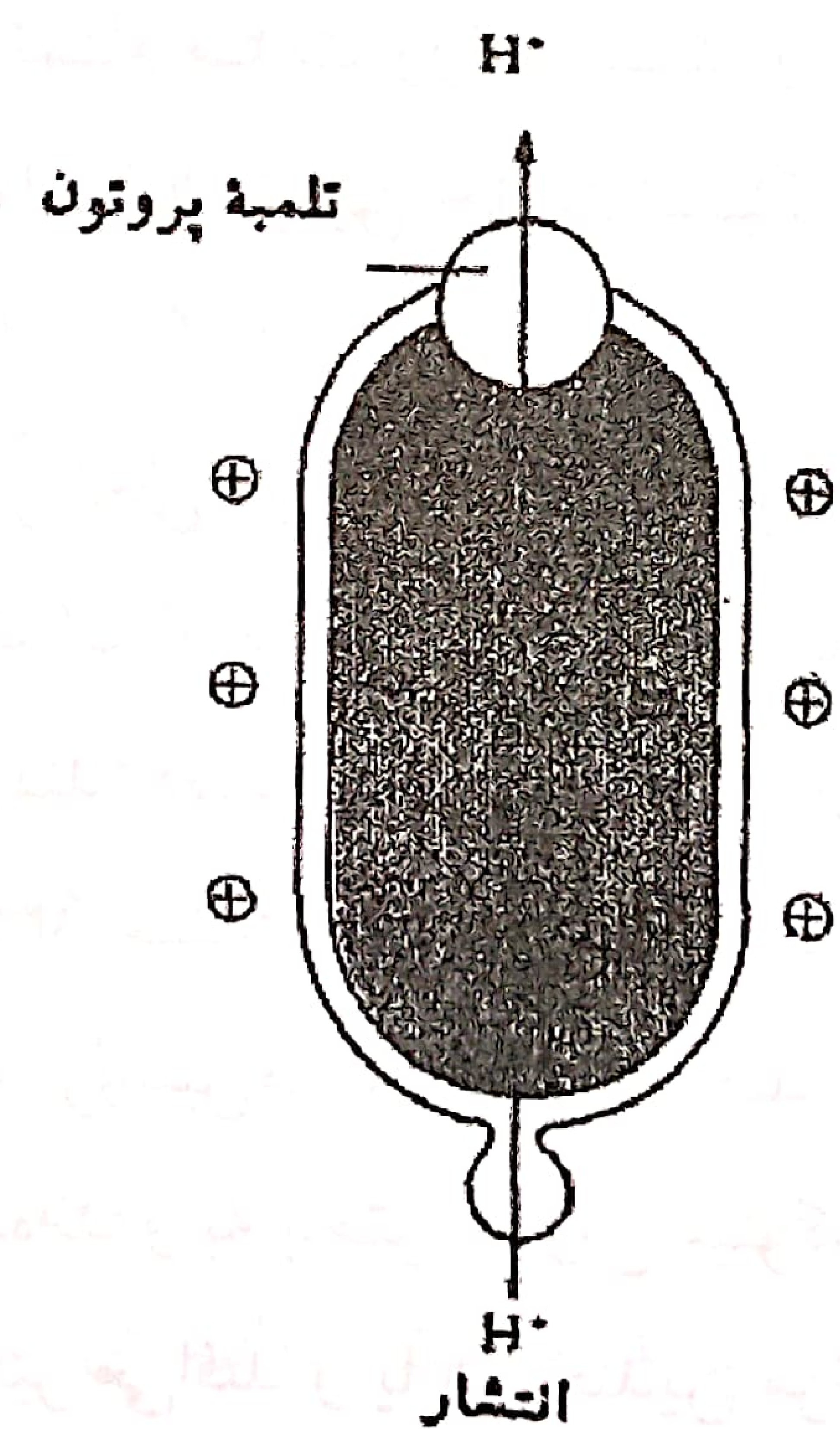
کانال‌های انتقالی همراه با تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم فقط یک نمونه از کانال‌های جفت و جور هستند. دومین نوع کانال جفت و جور در یاخته‌های یوکاریوت از اهمیت مساوی برخوردار است. این کانال تمام متابولیسم‌های اکسایشی را انجام می‌دهد، ضمناً انتقال پروتون‌ها را با تولید ATP همراه می‌کند. این کانال مسئول تولید تمامی ATP های به‌دست آمده از غذای مصرف و همه‌ی ATP های تولید شده در اثر روند فتوسنتز



شکل ۴-۲۰. کانال جفت و جور، کانال انتشار تسهیل شده‌ای است که دو مولکول متصل به هم را منتقل می‌کند. در اینجا یون‌های گلوکوز و سدیم به داخل منتقل شده‌اند. چون در اثر تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم، تراکم سدیم در درون‌یاخته کمتر است، لذا انتشار در درون کانال جفت و جور رخ می‌دهد.

است. این نوع کانال بسیار قدیمی است و در پروکاریوت‌ها همانند یوکاریوت‌ها وجود دارد. به نظر می‌رسد این کانال ابتدا به‌صورت مکانیسمی پدید آمده است که چرخش

تاژک‌های باکتری را سبب می‌شود. این کانال‌های همانند، که انتقال پروتون را با تولید ATP همراه می‌کنند، در نسل‌های باکتری‌ها یعنی میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها دیده شده‌اند، اما در اینجا نقش بسیار متفاوتی را ایفا می‌کنند. در محل‌های دیگر غشای میتوکندری و کلروپلاست، الکترون‌های ذخیره شده از اکسایش گلوکز یا مواد رنگینی که در اثر نور تحریک شده‌اند برای راندن پروتون‌ها (یون‌های H+) به بیرون به‌طور فعال به‌کار می‌روند. این نوع تلمبه، شیب پروتونی را به‌وجود می‌آورد که در آن تراکم پروتون در خارج غشا بیش از داخل آن است. در نتیجه، انتشار به‌صورت نیرویی عمل می‌کند که پروتون‌ها را از غشا به طرف ناحیه‌ی کم تراکم پروتون می‌راند. این نیروی انتشار پروتون را، اغلب «نیروی محرک پروتون» گویند که پروتون‌ها را از تنها کانال‌هایی که در دسترس آنها هستند، یعنی کانال‌هایی که در آنها ATP تولید می‌شود، به طرف داخل می‌راند (شکل ۴-۲۱). نتیجه‌ی اساسی مصرف انرژی تولید شده در اثر تحریک الکترون است که این امر نیز در نتیجه‌ی متابولیسم یا فتوسنتز و تولید ATP صورت می‌گیرد.



شکل ۴-۲۱. نمایش کانال جفت و جور مهم دیگری که در انتقال پروتون‌ها به داخل یاخته دخالت دارد. یاخته نسبت به پروتون‌ها تراوا نیست، و کانال پمپ‌کننده‌ی پروتون، در اثر تحریک الکترون‌ها، به‌طور فعال پروتون‌ها را از یاخته دور می‌کند، و شیب پروتونی را به‌وجود می‌آورد. در نتیجه پروتون‌ها گرایش زیادی به ورود به یاخته نشان می‌دهند. پروتون‌ها از کانالی می‌گذرند که عبور از آنها سبب تولید ATP می‌شود.

۷. کانال‌های ترشحی

قندها، اسیدهای آمینه و یون‌های آلی تنها مولکول‌هایی نیستند که در دوران زندگی طبیعی یاخته باید از غشا عبور کنند. یکی از مولکول‌های مهمی که باید به این فهرست اضافه شود، پروتئین‌هاست. بسیاری از پروتئین‌های ترشحی یاخته‌های یوکاریوت به‌وسیله‌ی ریبوزوم‌ها در سطح شبکه‌ی آندوپلاسمی ساخته می‌شوند، از غشای این شبکه می‌گذرند و برای بسته‌بندی شدن در حبابچه‌ها به‌دستگاه گلژی منتقل می‌گردند.

پروتئین‌های ترشحی دارای «دنباله»[1] پلی‌پپتیدی هستند که آنها را برای صدور، علامت‌گذاری می‌کند (شکل ۴-۲۲). پروتئین‌هایی که دنباله ندارند در سیتوپلاسم باقی می‌مانند این دنباله را که سبب صدور پروتئین می‌گردد، «دنباله‌ی نشان‌دار»[2] می‌نامند و نخستین بخشی است که در پروتئین ساخته می‌شود. دنباله‌ی نشان‌دار پروتئینی که هنوز کامل نشده است به کانال ترشحی ویژه‌ای در سطح درونی غشا می‌چسبد و از آن عبور می‌کند. در ضمن اینکه سنتز پروتئین به‌وسیله‌ی ریبوزوم ادامه می‌یابد، پلی‌پپتید متشکله از غشا عبور می‌کند و فعالیت ریبوزوم، سبب جلو راندن زنجیر اسیدآمینه‌ی در حال رشد در کانال می‌شود. در تمام مدت روند سنتز پروتئین، ریبوزوم به شبکه‌ی آندوپلاسمی متصل باقی می‌ماند که در این حالت شبکه‌ی آندوپلاسمی را «ناهموار» گویند.

ویژگی اساسی کانال ترشحی در این است که مولکولی که به این طریق منتقل می‌شود تغییر شکل می‌دهد تا نتواند بازگشت کند. هنگامی که یک پروتئین جدید ساخته شده از غشا عبور می‌کند، دنباله‌ی نشان‌دار از آن جدا می‌شود و به علت فقدان این بخش، پروتئین نمی‌تواند از غشای یاخته عبور کند، لذا در فضای درون‌یاخته محبوس می‌شود. هنگامی که پروتئین‌ها ناگزیرند از چند غشا عبور کنند (مانند آنهایی که در سیتوپلاسم ساخته شده‌اند و به بخش درونی میتوکندری‌ها اختصاص دارند)، جدا شدن دنباله‌ی نشان‌دار به تأخیر می‌افتد و یا در چندین مرحله صورت می‌گیرد.

اهمیت کانال‌های انتقالی

اگر کانال‌های انتقالی مورد بررسی در این گفتار، وجود نمی‌داشتند، فقط چندین مولکول

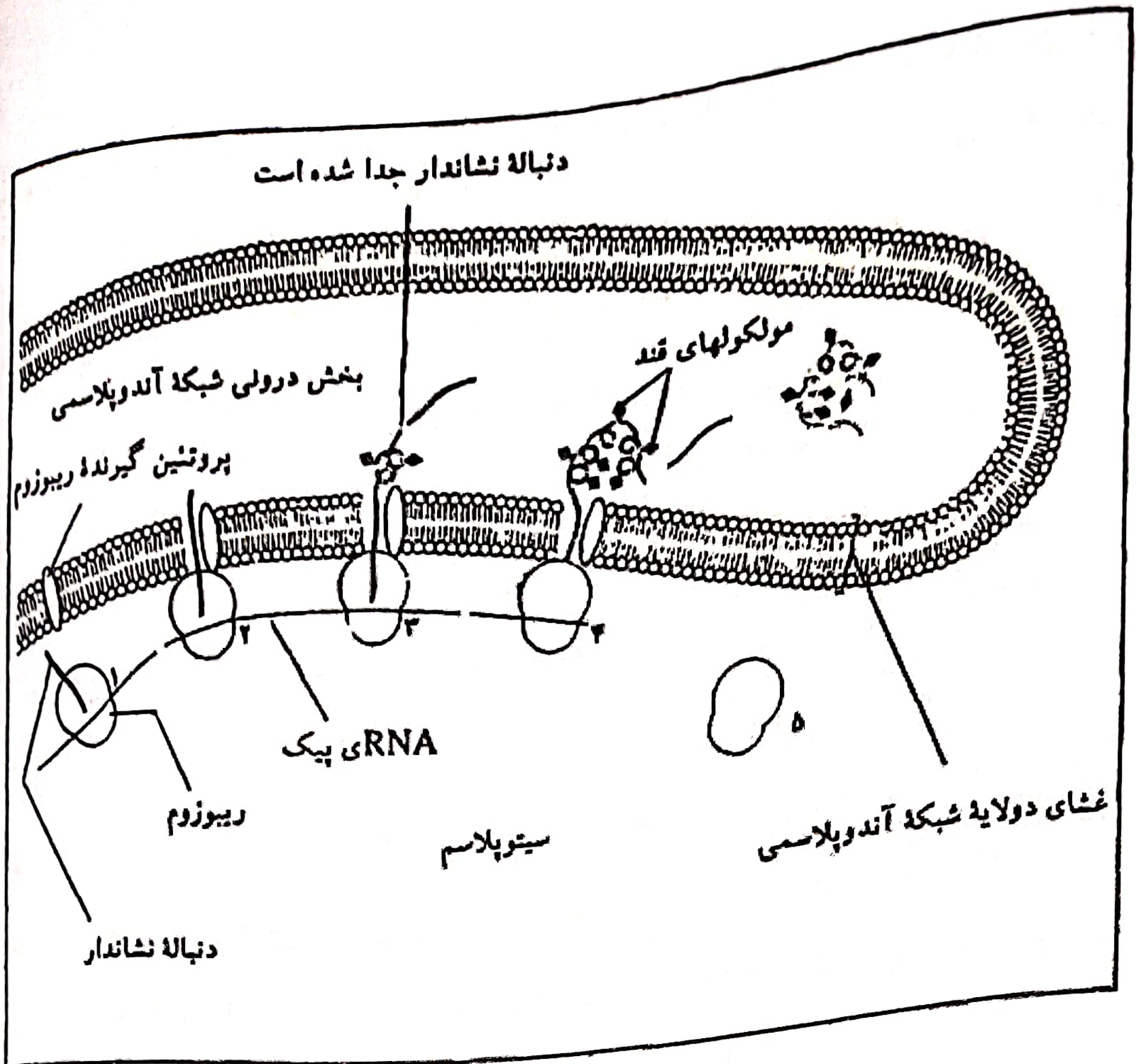
---

1. tag
2. signal sequence

توانایی ورود به یاخته و یا خروج از آن را دارا بودند. بخش لیپیدی درونی غشای یاخته، انتشار مولکول‌های قطبی را که در چربی غیرمحلول‌اند متوقف می‌کند، و مولکول‌های قطبی بیرون یاخته گرایش به دفع مولکول‌های غیرقطبی دارند. کانال‌های انتقالی سبب ارتباط یاخته با محیط پیرامون می‌شوند. انواع یاخته‌های انسانی آرایش‌های متفاوتی از کانال‌های انتقالی دارند، بعضی از انواع یاخته‌ها در روندهای ویژه‌ی انتقال، به خاطر اهمیت فیزیولوژیکی روند، تخصیص یافته‌اند. به‌عنوان مثال، تعداد فراوانی کانال‌های تلمبه‌ی سدیم - پتاسیم روی غشاهای یاخته‌های عصبی وجود دارند که نقش مهمی را در رهبری تحریکات عصبی ایفا می‌کنند.

شاید مهم‌ترین کانال‌های انتقالی یاخته، تلمبه‌ی پروتونی باشد. برای راندن پروتون در کانال‌های پروتونی، انرژی تولید شده در اثر الکترون‌های تحریک شده با نور به‌کار می‌رود. یاخته‌های فتوسنتزکننده پروتون‌ها را از داخل کلروپلاست بیرون می‌رانند؛ انتشار پروتون‌های برگشتی در کانال‌های ویژه با سنتز ATP همراه است. این مکانیسم اساسی سنتز ATP، به‌وسیله‌ی روند فتوسنتز انجام می‌گیرد. کانال‌های پمپ‌کننده‌ی پروتون، نقش مشابهی را در تنفس اکسایشی، که در میتوکندری‌ها رخ می‌دهد، ایفا می‌کنند. میتوکندری‌ها حاوی مجموعه‌ای از آنزیم‌ها هستند که الکترون‌های انرژی‌زا را از مولکول‌های غذا می‌گیرند. این الکترون‌ها به کانال‌های پمپ‌کننده‌ی پروتون موجود در غشای میتوکندری داده می‌شوند. انرژی تولید شده از الکترون‌ها به‌وسیله‌ی کانال‌هایی که پروتون‌ها را از میتوکندری به بیرون می‌رانند، مصرف می‌شود. این پروتون‌ها در اثر انتشار به کانال‌های ویژه‌ای که ATP در آنها ساخته می‌شود، برمی‌گردند.

بنابراین کانال‌های انتقالی در غشای یک یاخته از اهمیت اساسی برخوردار است. این کانال‌ها نقش اساسی را در تکامل متابولیسم یاخته ایفا می‌کنند. بدون آنها، فتوسنتز و متابولیسم هوازی غیرممکن می‌بود. این کانال‌ها عامل مهمی در روندهای تکاملی هستند که سبب تمایز بافت‌های بدن می‌شوند. ماهیت کانال‌های انتقالی یاخته یکی از مهم‌ترین ویژگی‌های آن به‌شمار می‌رود.



شکل ۴-۲۲. کانال‌های ترشحی پروتئین‌های ویژه‌ای را به بیرون از یاخته منتقل می‌کنند: ۱. در ضمن اینکه ریبوزوم در طول RNAی پیک، نوع پروتئین ترشحی تعیین شده را می‌خواند، اولین بخش رشته‌ی پروتئین تشکیل می‌شود. این بخش دنباله‌ی نشان‌داری است که کانال ترشحی انتقالی را روی غشا تشخیص می‌دهد. این دنباله‌ها دراز نیستند و حاوی اسیدآمینه‌هایی با زنجیره‌های جانبی غیرقطبی‌اند. ۲. دنباله‌ی نشان‌دار غیرقطبی به کانال ترشحی متصل می‌شود. پروتئین انتقالی غشا «گیرنده‌ی ریبوزوم» نام دارد. دنباله‌ی نشان‌دار پروتئین، همانند نخی که از سوراخ سوزن می‌گذرد، از غشا عبور می‌کند، به دنبال آن ریبوزوم به پروتئین گیرنده‌ی ریبوزوم متصل می‌شود. ۳. در ضمن اینکه ریبوزوم بر اساس دستور RNAی پیک، پروتئین را می‌سازد، پروتئین نوساخته به درون غشا فرو می‌رود. سپس دنباله‌ی نشان‌دار جدا می‌شود و مولکول‌های قند ویژه‌ای به انتهایی بیرون آمده‌ی پروتئین نوساخته اضافه می‌گردد. ۴. ریبوزوم به ساختن پروتئین ادامه می‌دهد و آن را به درون غشا می‌راند. ۵. هنگامی که سنتز پروتئین کامل شد، از کانال عبور می‌کند و ریبوزوم از پروتئین گیرنده‌ی ریبوزوم و RNAی پیک جدا می‌شود. پروتئین کامل شده، در کانال‌های شبکه‌ی آندوپلاسمی رها می‌شود و به‌دستگاه گلژی می‌رود تا به بیرون یاخته صادر شود.

خودآزمایی ۴-۵

۱. نقش کانال‌های جفت و جور را بیان کنید.

۲. مکانیسم تلمبه‌ی پروتونی را شرح دهید.

۳. انتقال پروتئین به‌وسیله‌ی کانال‌های ترشحی را توضیح دهید.

۴. نقش کلی کانال‌های انتقالی را شرح دهید.

پیوندهای بین‌یاخته‌ای

موجودات تک‌یاخته‌ای، برخلاف موجودات پریاخته‌ای، نیازی به داشتن پیوند[1] دایم بین‌یاخته‌ای با یاخته‌های دیگر ندارند. اما وجود این پیوندها در موجودات پریاخته‌ای اجتناب‌ناپذیر است. در موجودات پریاخته‌ای، این پیوندها معمولاً در اثر تغییرات غشای پلاسمایی در نقطه‌ی اتصال دو یاخته به‌وجود می‌آید.

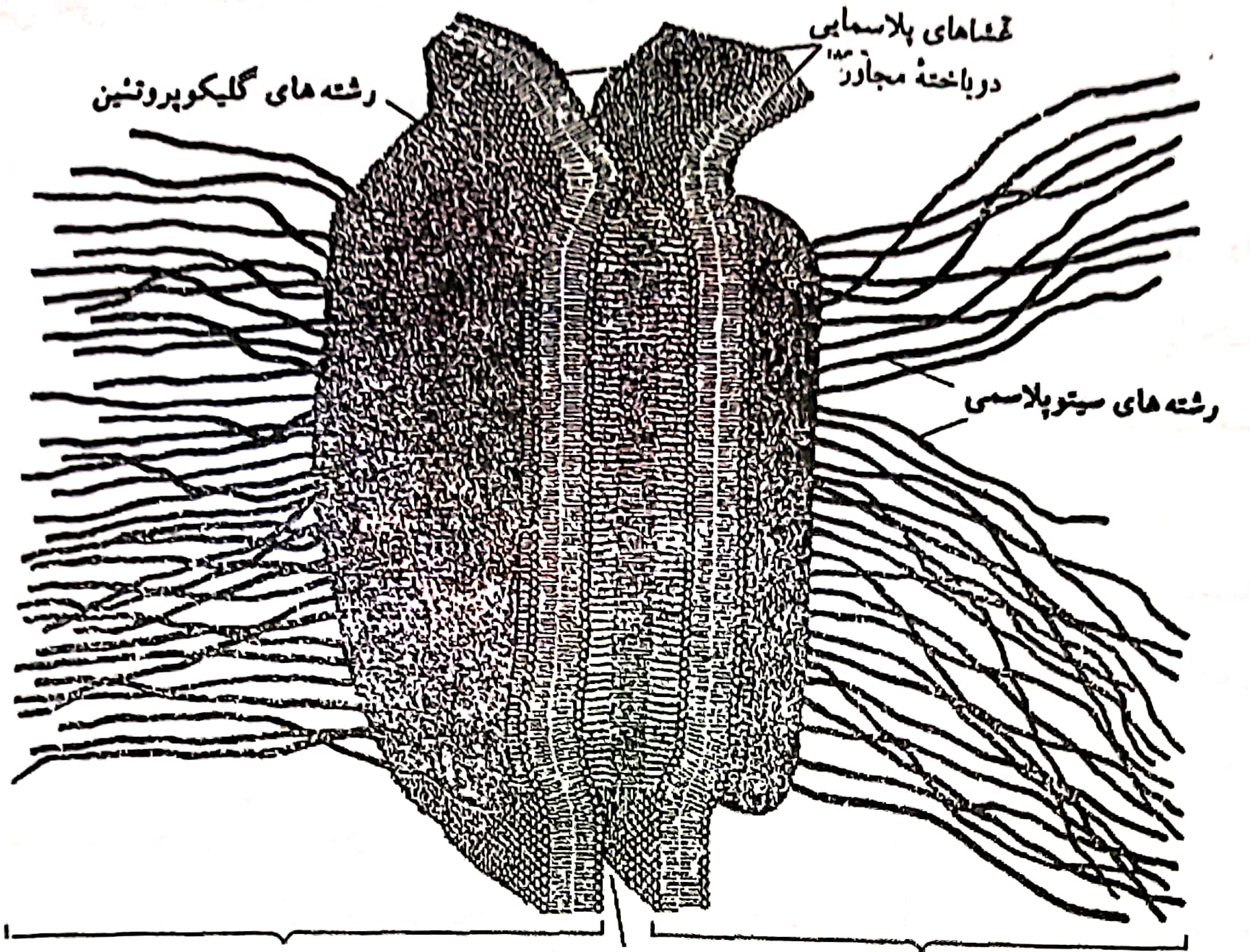
تاکنون چندین پیوند «بین‌یاخته‌ای» تشخیص داده شده است که اساساً در چگونگی اتصال یاخته‌ها و علت اتصال آنها با هم تفاوت دارند. در یاخته‌های جانوری، سه نوع متداول پیوند عبارت‌اند از: «دسموزوم‌ها»[2] «پیوندهای محکم»[3] و «پیوندهای فاصله‌دار»[4]. دسموزوم‌ها نقش ارتباطی دارند و بیشتر در بافت پوششی دیده می‌شوند. پیوندهای محکم، بیشتر به‌صورت چسب دو یاخته را به هم می‌چسبانند و از انتشار مواد درونی یاخته، مانند شیره‌ی معده، ادرار یا مایعات دیگر جلوگیری می‌کنند. از سوی دیگر، پیوندهای فاصله‌دار سبب ارتباطات مستقیم شیمیایی و الکتریکی بین‌یاخته‌های مجاور می‌گردند. این نوع پیوند در ماهیچه‌ی قلب دیده می‌شود.

۱. دسموزوم‌ها

دسموزوم‌ها را احتمالاً می‌توان «پیوندهای چسبنده» نامید، چون نواحی چسبنده‌ی محکمی را بین یاخته‌های مجاور تشکیل می‌دهند. این چسبندگی به بافت‌ها ساختار جامع و یکپارچه می‌دهد و سبب می‌شود که یاخته‌ها با یکدیگر به‌عنوان یک واحد عمل کنند. دسموزوم‌ها بیشتر در بافت پوششی نظیر پوست، دیده می‌شوند و فشارهای مکانیکی قابل ملاحظه‌ای را تحمل می‌کنند. دسموزوم‌ها معمولاً فضای برون‌یاخته‌ای به قطر ۲۵-۳۵ نانومتر دارند که بین یاخته‌های مجاور دیده می‌شوند. ساختار دسموزوم‌ها در شکل ۴-۲۳ نشان داده شده است. فضای برون‌یاخته‌ای با ماده‌ی رشته‌ای ظریف پرشده است. این رشته‌ها از جنس گلیکوپروتئین هستند و ممکن است نقش سیمان را داشته باشند.

---

1. junction
2. desmosmoes
3. tight junctions
4. Gap junctions



شکل ۴-۲۳. طرح دسموزوم. فضای برون‌یاخته‌ای بین غشاهای دویاخته با گلیکوپروتئین پرشده است. رشته‌های سیتوپلاسمی در ناحیه‌ی دسموزوم با غشا همراه‌اند.

دو نوع دسموزوم تشخیص داده شده است:

۱. دسموزوم‌های کمربندی که اتصال آنها ممتد است و مانند کمربندی یاخته را دربر می‌گیرند. در بافت پوششی، دسموزوم‌های کمربندی معمولاً در مجاورت اتصال محکم قرار می‌گیرند.

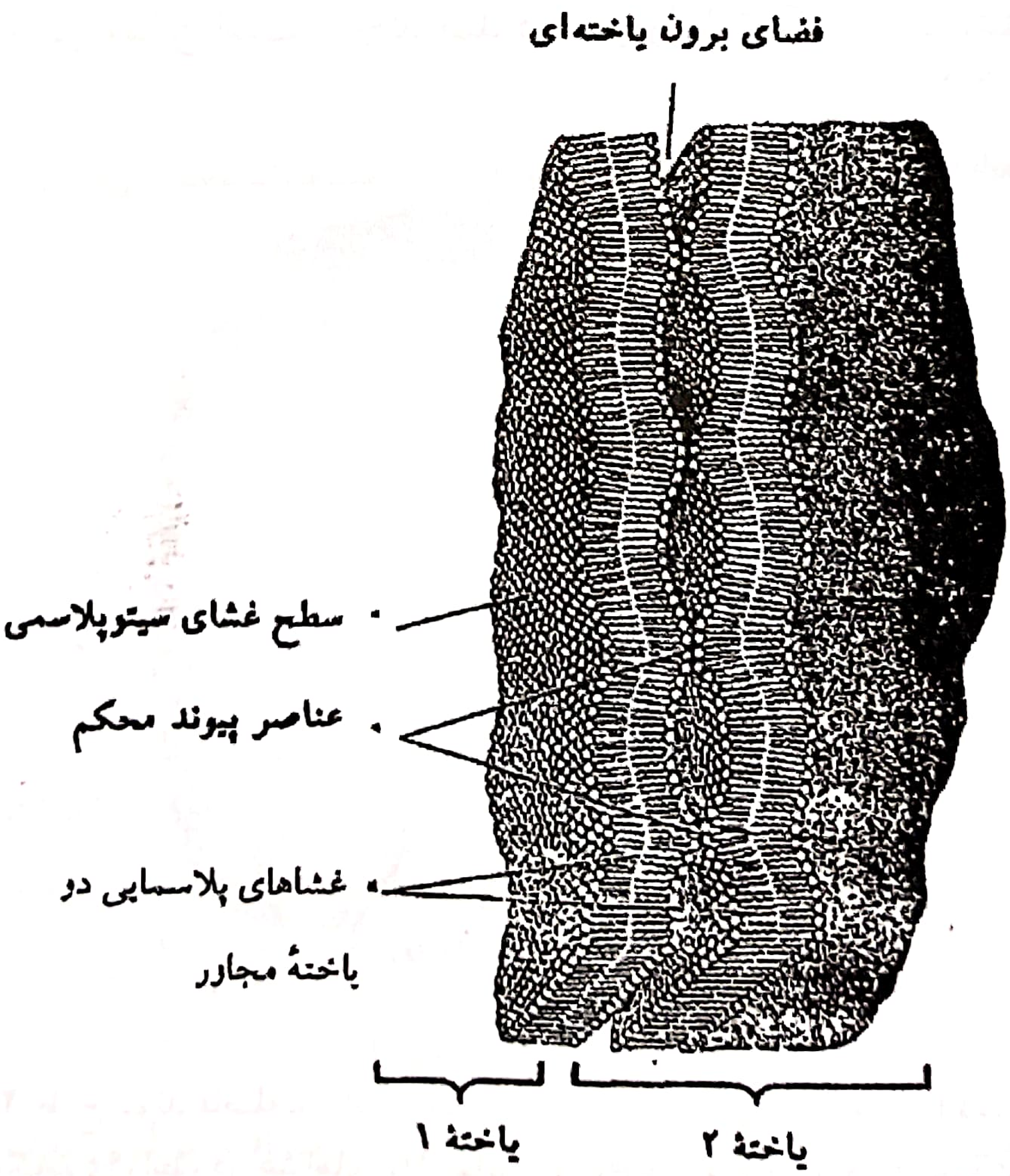
۲. دسموزوم‌های نقطه‌ای که غشای دو یاخته‌ی مجاور را در بعضی نقاط به هم متصل می‌کند و احتمالاً به‌صورت نقطه‌های جوش خوردنی به نظر می‌رسند. دسموزوم‌های کمربندی رشته‌هایی از آکتین به ضخامت ۷ نانومتر دارند که نقش آنها انقباض است. از طرف دیگر دسموزوم‌های نقطه‌ای رشته‌های حد فاصل به‌نام تونوفیلامنت[1] به قطر ۱۰ نانومتر دارند که احتمالاً در توانایی کشش اتصال دخالت دارند.

1. tonofilament

۲. پیوندهای محکم

در این نوع پیوند، غشای دو یاختهی مجاور بهگونهای به هم جوش میخورند که فضای بینیاختهای در میانشان باقی نمیماند (شکل ۴-۲۴). نقش این نوع پیوند، جلوگیری از مبادلهی ناخواستهی مایعات است. یاختههای رودهای بهوسیلهی پیوندهای محکم به هم چسبیدهاند. بنابراین مایع رودهای نمیتواند از لایهی پوششی بگذرد. این نوع پیوند در مثانه هم دیده میشود و مانع از انتشار ادرار بینیاختهها میگردد.

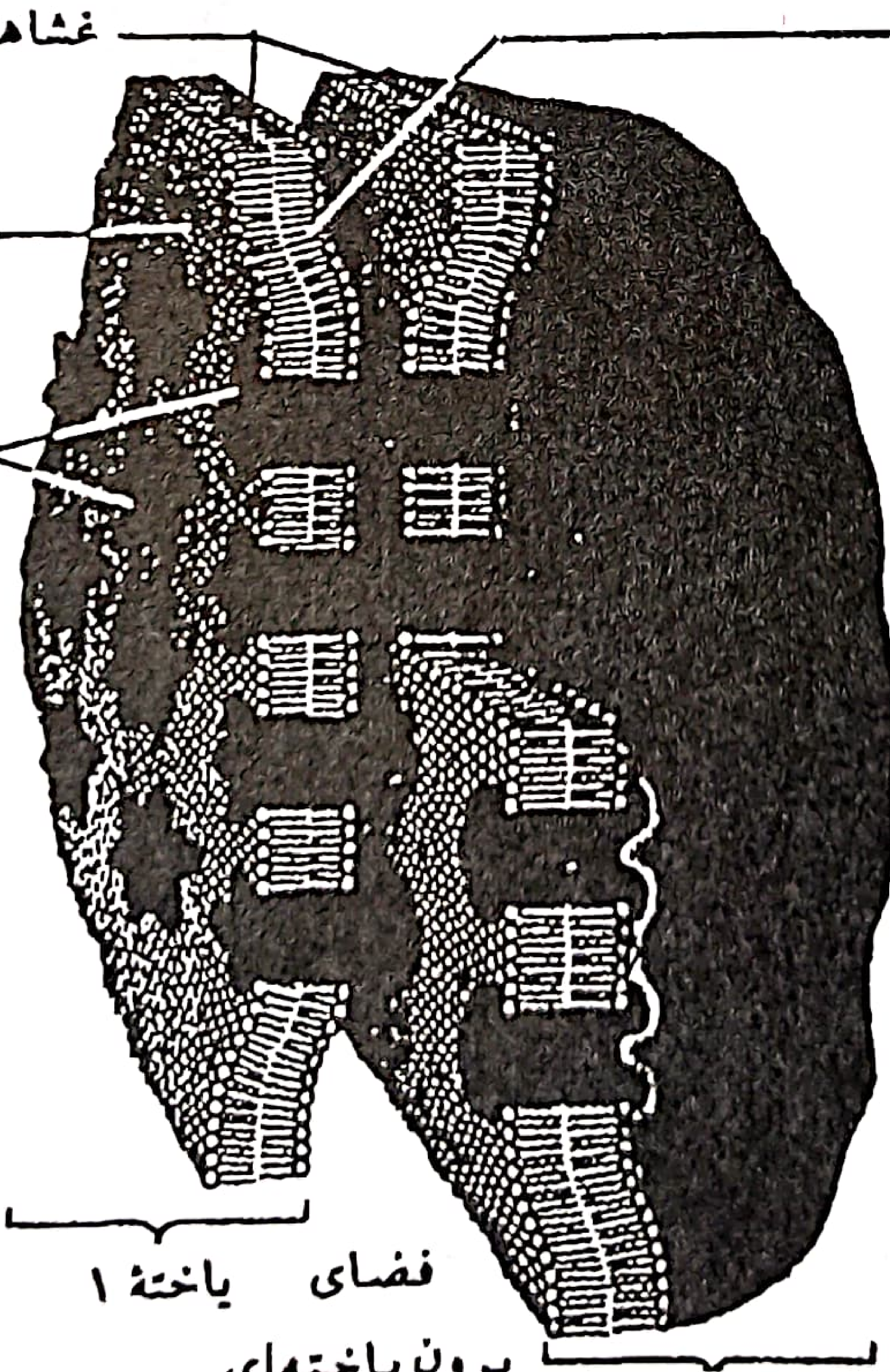
با آنکه پیوندهای محکم، غشاهای دو یاختهی مجاور را به هم میچسبانند و از مبادلهی مایعات بین دو یاخته جلوگیری میکنند، ولی دو غشا بهطور ممتد به هم جوش نخوردهاند بلکه در نقاط معینی به هم وصل شدهاند، درست مانند قرار دادن دو قطعه فلز موجدار است که هر لبهی یک قطعه با لبهی قطعهی دیگر در ارتباط است. و سپس دو قطعه از طول در محلهای اتصال به هم جوش میخورند:



شکل ۴-۲۴. طرح پیوند محکم. در این نوع پیوند، دو غشا بهطور ممتد به هم جوش نخوردهاند بلکه در نقاط معینی به هم متصل شدهاند.

۳. پیوندهای فاصله‌دار

متداول‌ترین پیوندها از نوع فاصله‌دار هستند. نقش اساسی این پیوند، فراهم کردن نقطه‌ی ارتباطی بین دو یاخته‌ی مجاور است که از آن راه مواد شیمیایی و علامت‌های الکتریکی می‌توانند عبور کنند. برعکس پیوند محکم بین دو غشا، ساختارهایی به‌نام کانکسون[1] (رابط) غشاهای دو یاخته‌ی مجاور را در پیوند باز به هم متصل می‌کنند. هر رابط از ۶ جزء پروتئین تشکیل شده است که غشا را می‌پیماید و از فضای باز بین دو یاخته بیرون می‌آید. قطر هر رابط در حدود ۷ نانومتر، و قطر سوراخ مرکزی آن در حدود ۱/۵ نانومتر است که کانال بسیار ظریفی را در غشا تشکیل می‌دهد. هنگامی که دو رابط از دو غشای مجاور در طول یکدیگر قرار می‌گیرند، کانال ارتباطی مستقیم را بین دو یاخته ایجاد می‌کنند. یاخته‌هایی که بدین طریق با هم جفت می‌شوند، مواد شیمیایی به‌ویژه موادی را که وزن مولکولی آنها زیر ۱۰۰۰ باشد با یکدیگر مبادله می‌کنند. یک پیوند باز ممکن است از چند صد دسته‌ی رابط تشکیل شده باشد.



شکل ۴-۲۵. طرح پیوند فاصله‌دار. این پیوند از تعداد زیادی کانال‌های آبدوست متشکل از یک‌سری رابط، در غشاهای پلاسمایی دو یاخته‌ی متصل به هم، وجود آمده است.

1. Connexon

پیوندهای باز، (در مقایسه با پیوندهای محکم) در لیپید دولایه‌ای غشا، مناطقی واجد مقاومت الکتریکی بسیار کم هستند. این نوع پیوندها در ماهیچه‌ی قلب و ماهیچه‌ی نرم جانوران بسیار اهمیت دارند، زیرا سبب جریان درون‌یاخته‌ای یون‌های پتاسیم می‌شوند که مسئول فعالیت ماهیچه است.

بنابراین به نظر می‌رسد که ارتباط‌های الکتریکی و شیمیایی بین‌یاخته‌های مجاور به‌طور اختصاصی به‌وسیله‌ی پیوندهای مستقیم سیتوپلاسمی موجود در کانال‌های پروتئینی پیوندهای باز تسهیل می‌شوند.

نفوذپذیری پیوند باز می‌تواند به‌وسیله‌ی افزایش تجربی pH یا تراکم یون‌های کلسیم یاخته‌ی مجاور، به‌سرعت افزایش یابد. این عمل ممکن است سبب افزایش توانایی یاخته در جهت باز کردن و بستن پیوندهای باز و در نتیجه کنترل ارتباط بین‌یاخته‌ای شود.

سطح یاخته: پوشش و دیواره

بیشتر یاخته‌ها نوعی مواد در سطح بیرونی غشا دارند که از نظر ساختاری و نقش بخشی از یاخته به‌شمار می‌آیند. یاخته‌های جانوری دارای پوشش یاخته‌ای[1] و لایه‌ی مجزای پرزدار[2] در اطراف پوشش یاخته‌ای هستند. در گیاهان و باکتری‌ها، دیواره‌ی یاخته‌ای[3] وجود دارد که سبب حفاظت و سختی یاخته می‌شود.

پوشش و لایه‌های پرزدار

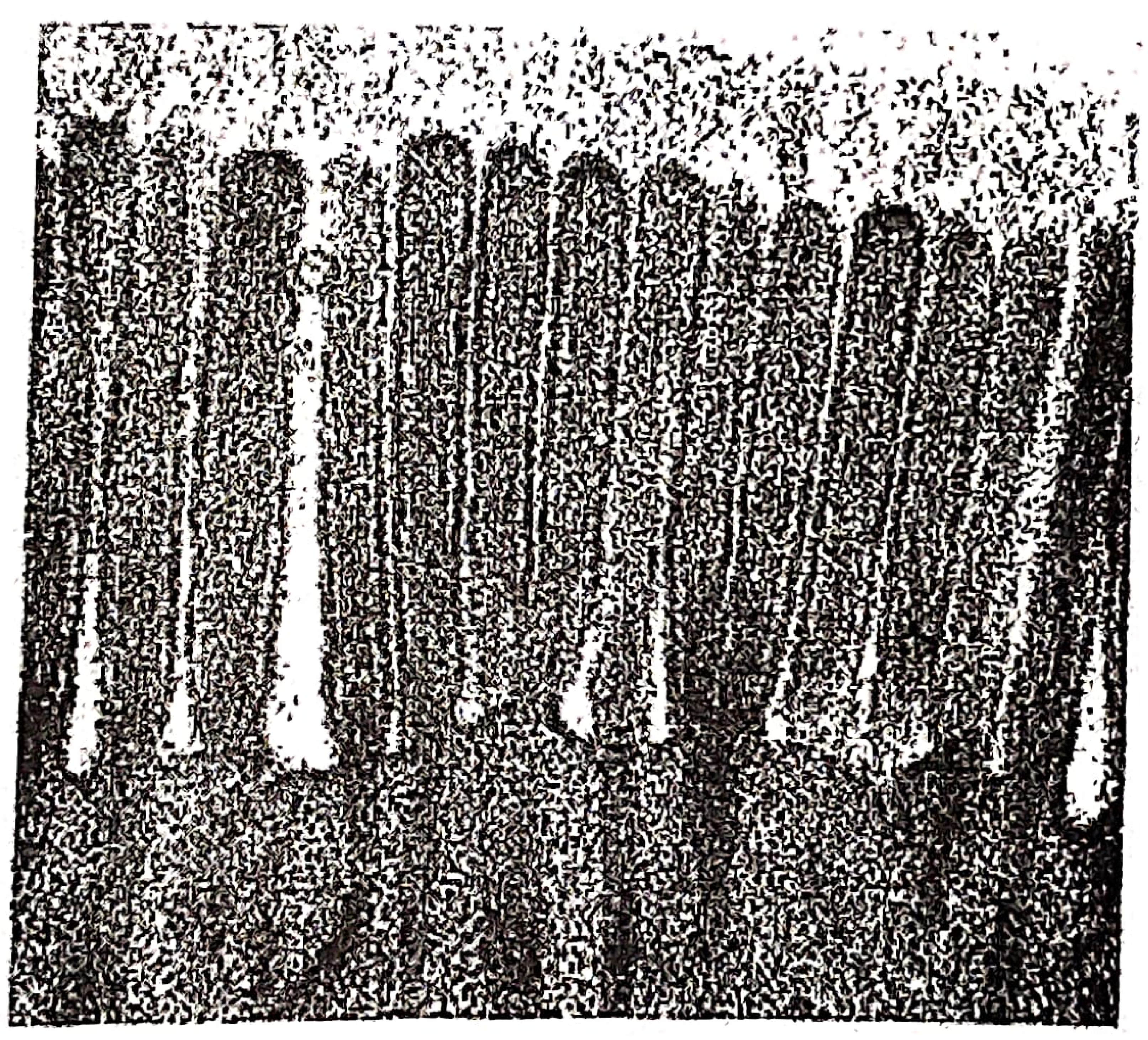
چنانکه قبلاً گفته شد، زنجیرهای گلیکوپروتئین از سطح غشای پلاسمایی خارج می‌شوند. هنگامی که یاخته‌ها با رنگ‌های فلزی سنگین رنگ‌آمیزی می‌شوند، این رنگ‌ها با کربوهیدرات‌ها کمپلکسی را تشکیل می‌دهند که به‌صورت پوشش تیره رنگی در سطح یاخته مشاهده می‌شود. به عبارت دیگر، پوشش یاخته‌ای چیزی جز یک لایه کربوهیدرات نیست که از غشای پلاسمایی بیرون آمده است. اگر چه این پوشش، از مواد غشایی است، ولی با این حال، پوششی که در اطراف غشای پلاسمایی تشکیل

1. cell coat
2. fuzzy layer
3. cell well

می‌شود، به‌عنوان ساختار مجزایی در سطح یاخته مشاهده می‌گردد.

در خارج پوشش یاخته‌ای، لایه‌ی پرزدار وجود دارد. بهترین مثال آشنا، یاخته‌های پوششی روده‌ی پستانداران است. غشای این یاخته‌ها به‌صورت استوانه‌هایی به‌نام میکروویلی[1] برجسته شده است که سطح جذب را تا حدی زیادی افزایش می‌دهند. یک یاخته‌ی روده ممکن است تا هزار میکروویلی داشته باشد که هر کدام به بلندی ۰/۶ تا ۰/۸ میکرومتر و به قطر ۰/۱ میکرومتر است. سطح بیرونی میکروویلی به‌وسیله‌ی پوششی کرکی از گلیکوپروتئین پوشیده شده است. به مجموعه‌ی پوشش یاخته و یاخته‌های پرزدار «گلیکوکالیکس»[2] (پوشش قندی) گرینده (شکل ۴-۲۶).

مهم‌ترین مواد شیمیایی لایه‌ی پرزدار عبارت‌اند از: کلاژن و گلیکوزامینوگلیکان[3] (موکوپلی ساکارید هم نامیده می‌شود).



شکل ۴-۲۶. گلیکوکالیکس. میکروگراف الکترونی از یاخته‌های پوششی روده‌ی گربه. این میکروگراف میکروویلی‌ها را که در عمل جذب دخالت دارند و همچنین گلیکوکالیکس را در سطح یاخته نشان می‌دهد (۴۰۰ و ۵۵×).

دیواره‌ی یاخته‌ای

یاخته‌های جانوری فقط به‌وسیله‌ی پوشش یاخته‌ای و لایه‌های کرکدار احاطه شده‌اند و

---

1. microvilli
2. Glycocalyx
3. glycosaminoglican

در نتیجه می‌توانند قابلیت ارتجاع و حرکت داشته باشند. گیاهان و باکتری‌ها اکثراً به‌وسیله‌ی دیواره‌ی یاخته‌ای محکم و غیرزنده‌ای احاطه شده‌اند. وجود دیواره‌ی یاخته به آنها امکان می‌دهد تا در برابر فشارهای اسمزی و مکانیکی که تقریباً باعث ترکیدن یاخته‌های جانوری می‌شوند، پایداری کنند. ابتدا ساختار شیمیایی دیواره‌ی یاخته‌ای را در باکتری‌ها و گیاهان مورد بحث قرار می‌دهیم و سپس سازگاری ساختار ویژه‌ای به‌نام پلاسمودسم را که سبب ارتباط‌های بین‌یاخته‌ای می‌شود بررسی می‌کنیم.

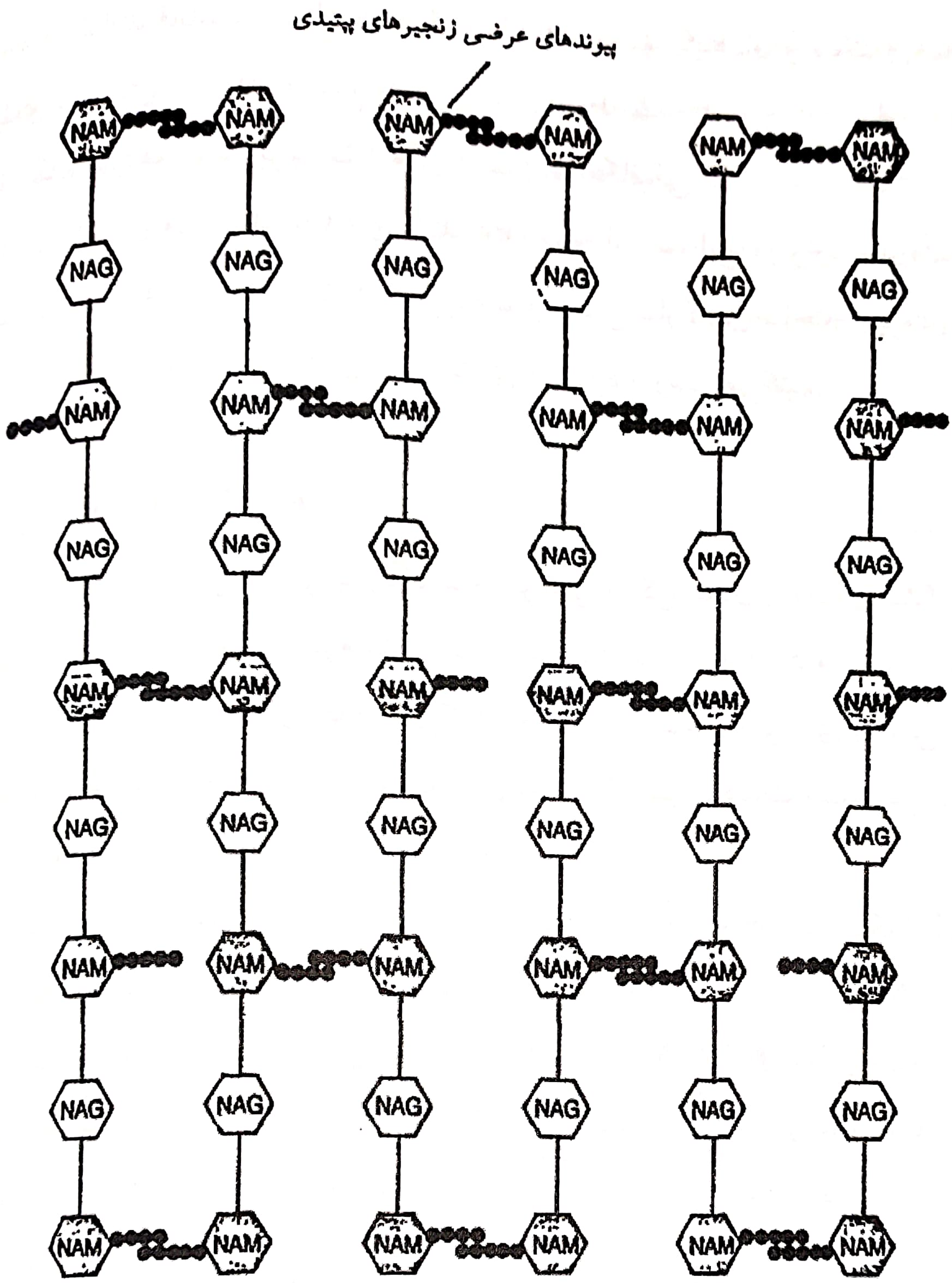
دیواره‌ی یاخته‌ای در باکتری‌ها

باکتری‌ها را براساس میل ترکیبی با رنگ گرم (ترکیبی از کریستال ویوله و ید) به دو گروه باکتری‌های گرم مثبت و گرم منفی تقسیم می‌کنند. باکتری‌های گرم مثبت، برعکس باکتری‌های گرم منفی، رنگ را جذب می‌کنند. چون رنگ گرم با دیواره‌ی واکنش نشان می‌دهد، لذا دیواره‌ی یاخته‌ای دو گروه باکتری مذکور از نظر ترکیبات شیمیایی با هم تفاوت دارند.

قطر دیواره‌ی باکتری گرم مثبت ۵۰ نانومتر است که از «اسید تئیکوئیک»[1] و «پپتیدوگلیکان»[2] تشکیل شده است. گلیکان از تکرار واحدهای دوقندی «N- استیل گلوکزامین»[3] (NAG) و «N- استیل – اسیدمورامیک»[4] (NAM) که به‌طور متناوب قرار گرفته‌اند، تشکیل شده است. جزء پپتید متشکل از زنجیره‌های کوتاه دی‌امینو اسید است که به یک زنجیر گلیکان متصل می‌شوند و سپس با زنجیرهای پپتیدی دیگر پیوندهای عرضی کووالانی تشکیل می‌دهند. بدین طریق زنجیرهای نزدیک به هم گلیکان، به‌وسیله‌ی زنجیره‌های جانبی پپتیدی به یکدیگر متصل می‌شوند (شکل ۴-۲۷).

دیواره‌ی باکتری‌های گرم منفی نیز از پپتید و گلیکان تشکیل شده است، اما این دیواره نازک‌تر از باکتری‌های گرم مثبت است. در بیرون دیواره، لیپید دولایه‌ای شبیه به غشا وجود دارد.

1. Teichoic acid
2. Peptidoglycan
3. N - acetylglucosamine
4. N – acetylmuramic acid



شکل ۴-۲۷. زنجیرهای پپتید و گلیکان (با پیوندهای عرضی) در دیواره‌ی باکتری‌های گرم مثبت. زنجیره‌های گلیکان از واحدهای N- استیل گلوکوزامین و N- استیل اسید مورامیک به‌طور متناوب تشکیل شده‌اند. زنجیرهای کوتاه پروتئینی به واحدهای NAM متصل شده‌اند و سپس با یکدیگر پیوندهای عرضی کووالانی تشکیل می‌دهند.

دیواره‌ی یاخته‌ای در گیاهان

دیواره‌ی یاخته‌های گیاهی متشکل از رشته‌های میکروسکوپی محکمی از مولکول‌های سلولوزی است که در ماتریس ژله‌مانند غیرسلولوزی قرار گرفته‌اند. سلولوز پلیمر

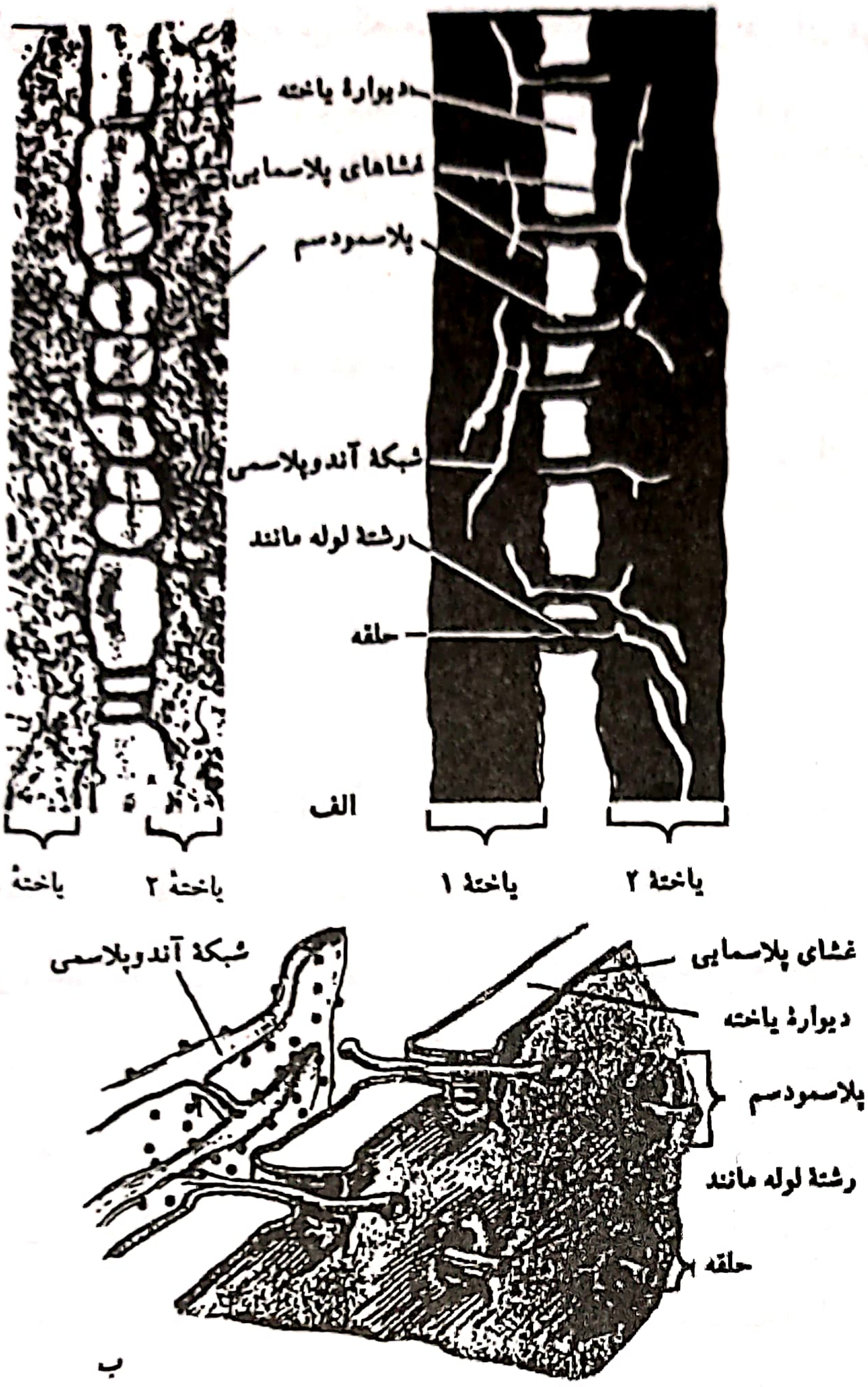
غیرمنشعبی از گلوکوز است. ماتریس که مولکول‌های سلولوز در آن قرار دارند شامل: همی‌سلولوز، پکتین، لیگنین و پروتئین است. همی‌سلولوز، برخلاف نامی که برای آن درنظر گرفته‌اند، بدون سلولوز بوده و در حقیقت یک پلیمر پنتوز است. دیواره‌ای که یاخته‌ی در حال رشد را دربرگرفته است، دیواره‌ی نخستین نامیده می‌شود. دیواره‌ای که بعد از رشد یاخته تشکیل می‌شود و در سطح درونی دیواره‌ی نخستین قرار می‌گیرد، دیواره‌ی پسین نام دارد. این دیواره، نسبت به دیواره‌ی نخستین، دارای سلولوز و پکتین بیشتری است.

پلاسمودسم‌ها

با آگاهی از این مطلب که هر یاخته‌ی گیاهی از غشای پلاسمایی و دیواره‌ی سلولوزی غیرزنده پوشیده شده است، ممکن است تصور شود که در یاخته‌های گیاهی هیچ‌گونه ارتباط بین‌یاخته‌ای، همانند پیوندهای فاصله‌داری که در یاخته‌های جانوری مشاهده می‌شوند، وجود ندارند. اما چنانکه در شکل ۴-۲۸ دیده می‌شود، پلاسمودسم‌ها کانال‌های سیتوپلاسمی هستند که سبب ارتباط غشایی پلاسمایی دو یاخته‌ی مجاور می‌شوند. قطر این کانال بین ۲۰ تا ۲۰۰ نانومتر متغیر است. در مرکز بسیاری از این کانال‌ها «لوله‌ی باریکی»[1] وجود دارد که پیوندهایی را بین شبکه‌های آندوپلاسمی دو یاخته‌ی مجاور ایجاد می‌کند. در اطراف هر لوله، حلقه‌ی باریک سیتوپلاسمی به‌نام «آنولوس»[2] قرار دارد که سبب عبور مولکول از یاخته‌ای به یاخته‌ی دیگر می‌شود. بیشتر پلاسمودسم‌ها هنگام تقسیم یاخته‌ای (هنگام ایجاد دیواره‌ی جدید) تشکیل می‌شوند. تغییرات کمی ممکن است بعد از تشکیل پلاسمودسم به‌وجود آید، اما تعداد و محل آنها در زمان تقسیم ثابت هستند.

---

1. Desmotubule
2. Annulus



شکل ۴-۲۸. پلاسمودسم‌ها: الف) پلاسمودسم‌ها کانال‌ها یا سوراخ‌هایی هستند در دیواره‌ی یاخته‌ای بین دو یاخته‌ی مجاور که سبب تبادل مواد سیتوپلاسمی بین دو یاخته‌ی مجاور می‌شوند. در مرکز هر پلاسمودسم‌ها لوله‌ی باریکی وجود دارد که از شبکه‌ی آندوپلاسمی مشتق شده و به نظر می‌رسد که ادامه‌ی شبکه‌ی آندوپلاسمی هر دو یاخته‌ی مجاور باشد. در اطراف این لوله، حلقه‌ی باریک سیتوپلاسمی به‌نام آنولوس قرار دارد. این میکروگراف الکترونی، دیواره‌ی یاخته را بین دو یاخته‌ی مجاور در ریشه‌ی علف تیمورتی (timothy) با تعداد زیادی پلاسمودسم نشان می‌دهد (x ۳۶۰۰۰) ب) طرحی از دیواره‌ی یاخته‌ای را با پلاسمودسم‌های فراوان.

خودآزمایی ۴-۶

۱. اساساً پیوندهای بین‌یاخته‌ای در اثر چه تغییراتی به‌وجود می‌آیند؟

۲. پیوندهای یاخته‌ای را از نظر نقش با هم مقایسه کنید.

۳. انواع پیوندهای بین‌یاخته‌ای را نام ببرید و هر یک را در یک سطر تعریف کنید.
۴. دسموزوم‌های کمربندی و نقطه‌ای را از نظر ساختار و نقش با هم مقایسه کنید.
۵. ساختار و نقش کانکسون (رابط) را در پیوندهای باز بیان کنید.
۶. گلیکوکالیکس چه نوع ترکیبی است؟ در کجا و کدام نوع یاخته مشاهده می‌شود؟
۷. نقش میکروویلی چیست؟
۸ ترکیب شیمیایی دیواره‌ی باکتری‌ها از چه موادی است؟
۹. نمونه‌ای از پیوندهای فاصله‌دار را در گیاهان ذکر کنید و نقش آنها را توضیح دهید.

خلاصه‌ی گفتار چهارم

حرکت مولکول‌ها را از ناحیه‌ی پرتراکم که نتیجه‌ای از حرکات تصادفی و خودبه‌خودی مولکول‌هاست، انتشار گویند. در نتیجه‌ی این پدیده، مولکول‌ها به‌طور یکنواخت در محیط منتشر می‌شوند. انتشار آب را از خلال غشایی که به آب اجازه‌ی عبور آزاد می‌دهد ولی از عبور یک محلول یا بیشتر جلوگیری می‌کند، اسمز گویند.

چون یاخته محتوی تراکم قابل ملاحظه‌ای از متابولیت‌ها و مواد حل‌شدنی دیگر است، لذا آب گرایش دارد که به درون آن وارد شود. با ورود آب، فشار هیدروستاتیکی به‌وجود می‌آید. ورود آب به درون‌یاخته زمانی متوقف خواهد شد که شرایط تعادل به‌وجود آید و یا یاخته به علت نداشتن دیواره یا وسایل حفاظتی دیگر بترکد.

یاخته‌ها مسئله‌ی اسمز را به طرق مختلف حل می‌کنند. بعضی از آنها آب اضافی را به بیرون می‌رانند تا نسبت به محیط اطراف خود ایزوتونیک شوند.

غشای سیتوپلاسمی تراوایی انتخابی دارد. این ویژگی به علت کانال‌های آسترکشی شده با پروتئین است که در غشا قرار دارند. بعضی از متابولیت‌ها اجازه‌ی ورود و خروج از این کانال‌های پروتئینی را دارند. برخی از این کانال‌های پروتئینی باز هستند و به مولکول‌هایی که به اندازه‌ی کافی برای عبور آزادانه در هر مسیری کوچک‌اند، اجازه‌ی عبور می‌دهند. کانال‌های دیگر حاملینی را دربر دارند که مولکول‌ها را در سراسر غشا منتقل می‌کنند. این پدیده همانند واگن‌های یک ترن است که مسافرین را در سراسر پل حمل می‌کند.

بسیاری از کانال‌های یونی و پروتونی فقط در یک جهت کار می‌کنند، مانند

درهای چهار پره‌ی ویژه‌ای که در محل ورود به برخی فروشگاه‌ها و هتل‌ها وجود دارد. یک یون یا پروتون می‌تواند از طریق کانال مناسب وارد یاخته شود و یا از آن خارج گردد، اما نمی‌تواند به کانال برگردد.

بعضی کانال‌ها مولکول‌ها را با صرف انرژی با وجود شیب تراکم منتقل می‌کنند. دو نوع مهم آنها، کانال‌های منتقل‌کننده یون‌های سدیم و پروتون هستند. هر دو این کانال‌ها به بیرون از یاخته هدایت شده‌اند. این مولکول‌ها فقط از کانال‌های جفت و جور ویژه‌ای می‌توانند به داخل یاخته انتشار یابند، جایی که عبور آنها اغلب با انتقال مولکول دیگری به داخل یاخته با سنتز ATP همراه است.

بعضی از کانال‌ها فقط رشته‌های ویژه‌ای از اسیدهای آمینه را در انتهای پروتئین‌های ترشحی تشخیص می‌دهند. این کانال‌ها پروتئین‌های مناسب را بعد از ساخته شدن از سراسر غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی عبور می‌دهند.

فاگوسیتوز پدیده‌ای است که در آن یاخته‌ها تقریباً موجودات یا بخش‌هایی از آنها را دربرمی‌گیرند، و آنها را در میان حبابچه‌ها می‌پیچند. غشای این حبابچه‌ها قبلاً بخشی از غشای بیرونی یاخته بودند. انتشار تسهیل شده عبارت از انتقال مولکول‌ها از غشا به‌وسیله‌ی یک پروتئین حامل به طرف ناحیه‌ای که تراکم کمتری دارد.

سه نوع پیوند متداول در جانوران عبارت‌اند از: دسموزوم‌ها، پیوندهای محکم و پیوندهای فاصله‌دار. دسموزوم‌ها به دو صورت کمربندی و نقطه‌ای دیده می‌شوند. نقش دسموزوم‌ها و پیوندهای محکم، چسباندن یاخته‌ها به یکدیگر و نقش پیوندهای فاصله‌دار مبادله‌ی الکتریکی و شیمیایی است.

یاخته‌های جانوری دارای پوشش یاخته‌ای (کربوهیدرات) و لایه‌ی مجزای پرزدار در اطراف آن هستند که به این مجموعه گلیکوکالیکس گویند. یاخته‌های گیاهی و باکتری‌ها اکثراً به‌وسیله‌ی دیواره‌ی یاخته‌ای محکم و غیرزنده احاطه شده‌اند. ارتباط بین یاخته‌های گیاهی به‌وسیله‌ی پلاسمودسم‌ها برقرار می‌شود.

خودآزمایی کلی گفتار چهارم

۱. تفاوت‌ها و شباهت‌های مدل‌های مختلف غشا را شرح دهید.

۲. سیالیت غشا چگونه تنظیم می‌شود؟

۳. با چه روشی پروتئین‌های غشا را مطالعه می‌کنند؟
۴. آب به‌وسیله‌ی چه پدیده‌هایی وارد یاخته می‌شود؟
۵. یاخته‌های مختلف مانند باکتری‌ها، یاخته‌های گیاهی و تک‌یاخته‌ای‌های آبزی واجد هسته‌ی مشخص چگونه با مسئله نیروی اسمزی مقابله می‌کنند؟
۶. انواع پدیده‌های بین‌یاخته‌ای را از نظر ساختار و نقش با هم مقایسه کنید.
۷. مکانیسم عبور مواد در نتیجه‌ی جوش‌خوردگی غشا را شرح دهید.
۸. نقش کانال باز در غشاهای خارجی باکتری‌های گرم منفی چیست؟
۹. کانال‌های غیرفعال دوراهی و یک‌راهی را با هم مقایسه کنید.
۱۰. کانال‌های فعال و غیرفعال را با هم مقایسه کنید و برتری انتقال فعال را توضیح دهید.
۱۱. نقش انتشار تسهیل شده و دو ویژگی اساسی آن را بیان کنید.
۱۲. هنگامی که تراکم گلوکز در درون‌یاخته بیش از محیط پیرامون است، یاخته چگونه این تراکم را در داخل حفظ می‌کند، این مکانیسم از طریق چه نوع کانالی صورت می‌گیرد؟
۱۳. انواع پیوندهای بین‌یاخته‌ای را با هم مقایسه کنید.
۱۴. تفاوت باکتری‌های گرم منفی و گرم مثبت در چیست؟

گفتار پنجم

سیتوپلاسم، اسکلت یاخته‌ای و حرکت یاخته

پیشگفتار

ماده‌ی زمینه‌ای که بخشی درونی یاخته را پر می‌کند، اصطلاحاً سیتوپلاسم نامیده می‌شود. در این ماده‌ی زمینه‌ای انواع اندامک‌ها قرار دارند که هر یک نقش‌های کاملاً شناخته شده‌ای را ایفا می‌کنند. ماده‌ی زمینه‌ای را ماتریس نیز گویند که محل بیش‌ترین فعالیت‌های متابولیسمی است. این ماده ممکن است در یاخته‌های مختلف به طرق گوناگون تمایز یابد و این ویژگی ناشی از ژن‌هایی است که در کروموزوم‌های هسته جای دارند. ماده‌ی زمینه‌ای شامل دستجات بسیار منظم اسکلت یاخته‌ای و ساختارهای غشادار و حجره‌دار است.

حرکت تقریباً یکی از ویژگی‌های همگانی موجودات زنده است که از طریق یکی از سه مکانیسم: چرخش تاژکی، حرکت ریزلوله‌ها، و انقباض ریزرشته‌ها صورت می‌گیرد.

در این گفتار، درباره‌ی عناصر اسکلت یاخته‌ای به‌عنوان بخشی از سیتوپلاسم توضیح داده می‌شود و از اندامک‌ها و نقش‌های آنها در گفتارهای بعدی گفتگو خواهد شد.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از: آشنایی با ساختار و نقش اسکلت یاخته‌ای و شبکه‌ی میکروترابکولاری، ارتباط این شبکه با ریزرشته‌ها و ریزلوله‌های سیتوپلاسمی و نقش‌های ویژه‌ای که این ساختار در یاخته ایفا می‌کنند به‌ویژه نقش

حرکت یاخته‌ای.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید؛ یعنی بتوانید:

۱. ساختار، ترکیب و اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی سیتوپلاسم را توضیح دهید.
۲. چگونگی حرکات براونی، آمیبی، و سیکلوز را با یکدیگر مقایسه کنید.
۳. ساختار، ترکیب و نقش عناصر اسکلت یاخته‌ای (ریزرشته‌ها، ریزلوله‌ها) را شرح دهید.
۴. ساختار، نقش و چگونگی شکل‌گیری اندامک‌های ریزلوله‌ای (سانتریول، مژک و تاژک، و دوک تقسیم) را شرح دهید.
۵. ساختار تاژک باکتری‌ها و حرکت یاخته‌های پروکاریوت از طریق چرخش تاژکی را توضیح دهید.
۶. چگونگی حرکت پروکاریوت‌ها از طریق ریزلوله‌ها (در ساختار تاژک) را توضیح دهید.
۷. چگونگی حرکت یوکاریوت‌ها از طریق ریزرشته‌ها را بیان کنید.
۸. مکانیسم انقباض یاخته‌های یوکاریوت و یاخته‌های تخصص یافته‌ی ماهیچه‌ای را مقایسه کنید.
۹. واژه‌ها اصطلاحات زیر را تعریف کنید و آنها را در توضیح ساختار و نقش یاخته به‌درستی به‌کار ببرید.

سیتوسول، پلاسماژل، پلاسماسل (آندوپلاسم)، نواحی بازدوست، حرکت آمیبی، سیکلوز، حرکت براونی، پروتئین نوع آکتین، پروتئین نوع میوزین، توبولین، فلاژین، پروتئین نوع دینئین پیوندهای نگزین، اکسونم، جریان سیتوپلاسمی.

سیتوپلاسم

سیتوپلاسم به‌وسیله‌ی غشای پلاسمایی احاطه شده و در خارج از غشای هسته قرار دارد. اگر سیتوپلاسم را با میکروسکوپ‌های قوی مطالعه کنیم. مایعی ژله مانند، شفاف و بی‌رنگ است که به بخش‌هایی با غلظت‌های متفاوت تمایزیافته است. مدت‌ها گمان

می‌رفت که سیتوپلاسم بی‌شکل است، ولی با استفاده از روش‌های یاخته‌شناختی پیشرفته و میکروسکوپ الکترونی، مشخص شد که ساختار بسیار پیچیده‌ای دارد و قسمت‌های مختلف آن به‌طور متفاوت رنگ می‌گیرند. بخش‌هایی از سیتوپلاسم که رنگ‌های بازی را جذب می‌کنند، «نواحی بازدوست» نام دارند. گرانیه[1] این نواحی را ارگاستوپلاسم[2] نامید. براساس گفته‌های براشه[3] و کاسپرسون[4]، طبیعت بازدوست نواحی مذکور به علت وجود اسید ریبونوکلئیک در آنهاست. اگر به نواحی آنزیم ریبونوکلئاز افزوده شود، این حالت از بین می‌رود. براساس این اصل، سیتوپلاسم توانایی ساختن پروتئین را دارد.

سیتوپلاسم محلولی است ناهمگن و مخلوطی از دانه‌های غیرشفاف و ترکیبات آلی است که به آن ساختار کلوئیدی می‌دهد. ماده‌ی زمینه‌ای توانایی تغییر غلظت خود را دارد، گاهی همانند مایع غلیظ و گاهی به‌عنوان ماده‌ی جامد عمل می‌کند. عموماً بخش محیطی سیتوپلاسم ضخیم و ژله مانند است و پلاسماژل[5] نام دارد، درحالی‌که ناحیه‌ی نازکی که بخش هسته‌ای را اشغال می‌کند و پلاسماسل[6] یا آندوپلاسم[7] نامیده می‌شود. بنابراین، طبیعت فیزیکی سیتوپلاسم کلوئیدی است و آب درصد بسیار بالایی از آن را تشکیل می‌دهد که ذراتی با اندازه و شکل‌های متفاوت در آن قرار دارند. مقدار زیادی مواد شیمیایی مختلف در آب محلول‌اند. پروتئین فراوان‌ترین ترکیب آلی در سیتوپلاسم است که ۲۰ تا ۲۵٪ آن به‌صورت محلول، و شامل آنزیم‌هاست. علاوه بر پروتئین‌ها، مقدار مشخصی قند، نمک‌های کانی، چربی و مواد چربی‌دار در سیتوپلاسم وجود دارند.

یاخته توانایی حرکت دارد و حرکت یکی از ویژگی‌های سیتوپلاسم است. ذراتی که در سیتوپلاسم وجود دارند به‌طور پیوسته توسط مولکول‌های بخش مایع آن بمباران می‌شوند و این امر باعث ایجاد گرما می‌شود. مولکول‌های تحریک شده در تمام جهات حرکت می‌کنند و غلظت را تغییر می‌دهند. حرکت این ذرات را «حرکت براونی»[8] گویند

---

1. Granier
2. ergastoplasm
3. Brachet
4. Casperson
5. plasmagel
6. plasmasol
7. endoplasm
8. Bronina movement

که در آن حرکت ذرات درهم و برهم است. این ذرات همچنین بار الکتریکی مثبت یا منفی دارند. میزان حرکت ذرات مختلف ممکن است برحسب اندازه‌ی آنها و دمای سیتوپلاسم در همان یاخته به‌گونه‌ای قابل ملاحظه تغییر کند. ذرات درشت‌تر آهسته‌تر حرکت می‌کنند، اما ممکن است به علت بالا رفتن دما حرکت سریع داشته باشند.

سیتوپلاسم همچنین «حرکت آمیبی»[1] و حرکت درون‌یاخته‌ای (سیکلوز[2]) دارد. حرکت آمیبی که از ویژگی پروتوزوآن[3] (مانند آمیب) و همچنین لکوسیت‌هاست، به علت تغییرات فراوان سیتوپلاسم از حالت سُل به ژل و بالعکس صورت می‌گیرد. حرکت درون سیتوپلاسم (سیکلوز) حرکت دایره‌وار سیتوپلاسم در یاخته است. اگرچه علت حقیقی سیکلوز کاملاً شناخته نشده است. با این حال، دما در این امر تا اندازه‌ای نقش دارد. به علت بالا رفتن دما، سیتوپلاسم جریان می‌یابد و سرعت می‌گیرد و باعث ایجاد حرکت سیکلوز می‌شود و در این هنگام فعالیت سوخت و سازی سیتوپلاسم افزایش می‌یابد.

بخش پلاسماژل سیتوپلاسم قادر به جذب آب و دفع آن پس از برطرف شدن نیاز است. یاخته‌های محافظ روزنه‌ای در برگ‌ها نیز این ویژگی را دارا هستند.

سیتوپلاسم یاخته‌های یوکاریوت متشکل از اسکلت یاخته‌ای، شبکه‌ی میکروترابکولی[4] و فضای بین آنهاست. اجزاء اسکلت یاخته‌ای را ریزرشته‌ها و ریزلوله‌ها تشکیل می‌دهند. این رشته‌ها در حرکت سیکلوز، آمیبی، میتوز و تقسیم یاخته‌ای نقش دارند. در سال ۱۹۷۶، کیت‌پورتر[5] و همکارانش سیستم میکروترابکولی را شرح دادند که بُعد جدیدی را به نقش اسکلت یاخته‌ای افزود. این سیستم به‌صورت شبکه‌ی ظریفی است که از گسترش ریزرشته‌ها به‌وجود آمده است. این رشته‌ها به قطر ۲ تا ۳ نانومتر و به طول ۳۰ تا ۳۰۰ نانومتر هستند و با همه‌ی اندامک‌ها، ریزلوله‌ها و ریزرشته‌ها پیوند حاصل می‌کنند. این شبکه شکل معینی ندارد و با شکل یاخته و محیطش تغییر می‌کند. اندامک‌های درون‌یاخته‌ای به کمک این شبکه که با انواع دیگر رشته‌ها متصل می‌شود در جای خود قرار می‌گیرند. پورتر پیشنهاد کرده است که شبکه‌ی میکروترابکولی، همراه با

---

1. amoeboid movement
2. cyclosis
3. Protozoan
4. microtrabecular lattice
5. Keith Porter

عناصر دیگر اسکلت یاخته‌ای مانند ریزلوله‌ها، ریزرشته‌ها و رشته‌های حدواسط، سبب نگهداری غشای یاخته و اندامک‌های مشتق شده از غشا محسوب می‌شوند.

مطالعات با میکروسکوپ الکترونی نشان داده است که شبکه‌ی میکروترابکولی ارتباط حقیقی درونی بین عناصر اسکلت یاخته‌ای را برقرار می‌سازد. این شبکه از اکتین تشکیل شده است چون تحت تأثیر «سیتوکلازین ب»[1] و داروهای دیگر قرار می‌گیرد.

شبکه‌ی میکروترابکولی سرشار از پروتئین است، درحالی‌که فضای بین آنها مایع بوده و نقش آن حل یا تعلیق مولکولی‌های کوچک فراوانی است (مانند گلوکوز، اسیدهای امینه، اکسیژن، و نمک‌های کانی) که در سوخت و ساز یاخته دخالت دارند. حاشیه یا لبه‌ی شبکه به غشای سیتوپلاسمی متصل است و در ضمن بسیاری از اندامک‌های سیتوپلاسمی را همانند اسکلت یاخته‌ای، به هم مربوط می‌کند. شبکه‌ی میکروترابکولی سخت نیست، بلکه نسبت به فعالیت و شکل یاخته متغیر است. تغییر محل آن نیز برحسب محیط یاخته‌ای تغییر می‌کند. به‌عنوان مثال، هنگامی که یاخته‌ها در دمای پایین ($۴^{\circ}C$) کشت داده می‌شوند، شکل کروی پیدا امی‌کنند. تغییر شکل یاخته مربوط به تغییر اسکلت یاخته‌ای است. ابتدا ریزلوله‌ها ناپدید می‌شوند، سپس رشته‌های سیتوپلاسمی محو می‌گردند، و سرانجام میکروترابکولی‌ها تغییر شکل می‌دهند، با وجود این کاملاً تجزیه نمی‌شوند. مطلب بسیار جالب توجه جدا شدن بخش‌هایی از شبکه و تجمع آنها به‌صورت چکه است (شکل ۵-۹). از دست رفتن بخش‌هایی از شبکه سبب پیدایش فضاهایی می‌شود که باعث حرکت آزادانه‌ی اندامک‌ها و همچنین حرکت براوانی آنها می‌گردد. حال اگر یاخته به دمای طبیعی خود (دمای بالاتر) برگردد، شبکه‌ی میکروترابکولی و اسکلت یاخته‌ای دوباره تشکیل می‌شوند و حرکت اندامک‌ها محدود می‌گردد.

تغییر ترکیبات شیمیایی محیط یاخته نیز سبب تغییرات برگشتی در شبکه می‌شود. سیتوکلازین ب، سبب ضخیم شدن شبکه‌ی میکروترابکولی می‌شود. فشار اسمزی بالا یا پایین، تغییر تراکم یون‌ها (مانند منیزیوم و کلسیم) و حضور بازدارنده‌های متابولیسمی نیز باعث تغییر برگشت‌ناپذیر شبکه می‌شوند.

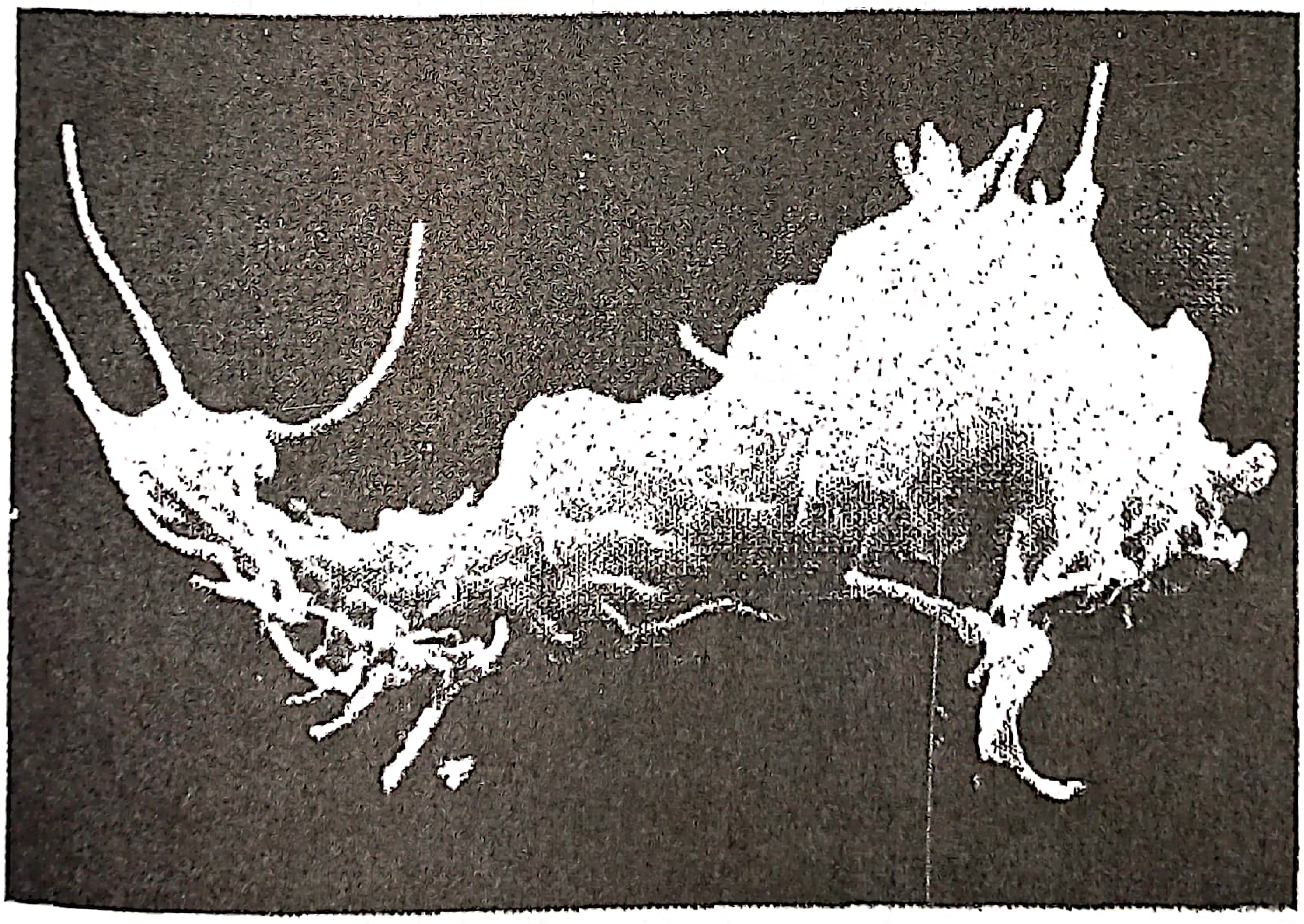
---

۱. Cytochalasin B: دارویی است که از نوعی کپک (قارچ انگلی) به نام Helminthosporium dematoiderum به‌دست می‌آید و سبب از هم گسیختگی بسیاری از انواع ریزرشته‌ها می‌شود، بدون آنکه اثری بر روی ریزلوله‌ها داشته باشد.

اندامک‌های سیتوپلاسمی را می‌توان با استفاده از سانتریفوژهای قوی جدا کرد، آنچه باقی می‌ماند، ماده‌ی زمینه‌ای یا بخش محلول به‌نام سیتوسول[1] است.

اسکلت یاخته‌ای

یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص (یوکاریوت‌ها) اشکال متنوعی دارند. در جانوران که دیواره‌ی یاخته‌ای وجود ندارد، شکل یاخته دایماً تغییر می‌کند. اگر به یاخته‌ای در زیر صفحه‌ی میکروسکوپ بنگرید، آن را زنده و متحرک خواهید یافت. سیتوپلاسم به هر طرف جاری است، میتوکندری‌ها در جریان سیتوپلاسمی غوطه‌ورند، بخش‌هایی از غشای پلاسمایی که به سمت داخل فرو رفتگی پیدا کرده‌اند به‌صورت حفره‌هایی جدا می‌شوند و به سمت بخش درونی یاخته حرکت می‌کنند، در سطح غشای یاخته برآمدگی‌هایی پدید می‌آیند، سپس منقبض شده و لحظه‌های بعد جدا می‌شوند؛ لبه‌های نامنظم تشکیل می‌گردند، سپس متورم گشته و تغییر شکل حاصل می‌کند (شکل ۵-۱). در تمام این تظاهرات گوناگون، یاخته‌های جانوری متحرک و زنده‌اند.



شکل ۵-۱. این آمیب که یک یاخته‌ی واجد هسته‌ی مشخص است، به طرف شما حرکت می‌کند. کناره‌های این یاخته به طرف خارج برجستگی پیدا کرده است، گفته می‌شود که حرکت لبه‌ها شبیه به حرکت لبه‌ی دامن چین‌دار زنانه است.

1. cytosol

ریزرشته‌ها

منبع حرکات جنبشی یاخته‌های جانوری چیست؟ برای درک این مطلب آزمایشی انجام می‌دهیم. معلوم شده است که ماهیچه‌های اسکلت پستاندارن به‌وسیله‌ی ماده‌ای شیمیایی به‌نام «سیتوکالازین ب» غیرفعال می‌شوند. این ماده، توانایی پروتئین درون یاخته‌ای ماهیچه به‌نام اکتین[1] را تغییر می‌دهد و به‌ویژه از تشکیل رشته‌های اکتین جلوگیری می‌کند و بدین طریق مانع تأثیر متقابل این رشته‌ها بر پروتئین‌های دیگر ماهیچه به‌نام میوزین[2] می‌شود، و در نتیجه از انقباض یاخته‌ی ماهیچه‌ای جلوگیری می‌کند. اگر به محیط کشت یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص در حال رشد، سیتوکلازین ب بیفزایید، چه حادثه‌ای رخ می‌دهد؟ حرکات درون‌یاخته‌ای کاهش می‌یابد. جریان سیتوپلاسمی، حرکت حبابچه‌های درونی یا برآمدگی‌های سطحی را مشاهده نخواهید کرد. یاخته نمرده ولی فلج شده است. سیتوکلازین ب فعالیت رشته‌های میکروسکوپی بسیار ظریفی به قطر ۳ تا ۶ نانومتر و متشکل از پروتئین نوع اکتین را متوقف می‌سازد. پروتئین‌های دیگری مانند میوزین با ریزرشته‌ها همراه‌اند. این ریزرشته‌ها به علت داشتن پروتئین نوع میوزین توانایی انقباض دارند، لذا قادرند به‌وسیله‌ی میوزین حرکت کنند، حتی هنگامی که حرکت با مخالفت قابل ملاحظه‌ای روبه‌رو شود. به‌عنوان مثال، ریزرشته‌هایی که یاخته را از درون دربرمی‌گیرند، در اثر انقباض می‌توانند یک یاخته را به دو نیم کنند. ماهیچه‌های بدن ما از همین ریزرشته‌ها تشکیل شده‌اند، به همین دلیل می‌توانیم صفحات کتاب را ورق بزنیم.

ریزرشته‌های موجود در ماهیچه، رشته‌های ماهیچه‌ای نام دارند. این رشته‌ها از اکتین و چهار پروتئین همراه تشکیل شده‌اند. پروتئین اصلی که در اینجا بررسی خواهد شد، میوزین است. به‌علاوه، در ماهیچه سه ترکیب فرعی پروتئینی به نام‌های تروپومیوزین[3]، تروپونین[4] و آلفا ـ اکتینین[5] وجود دارند.

۱. **اکتین** ـ پروتئین نوع اکتین یکی از دو ترکیب اساسی رشته‌های ماهیچه‌ای است.

---

1. actin
2. myosin
3. tropomyosin
4. troponin
5. alpha - actinin

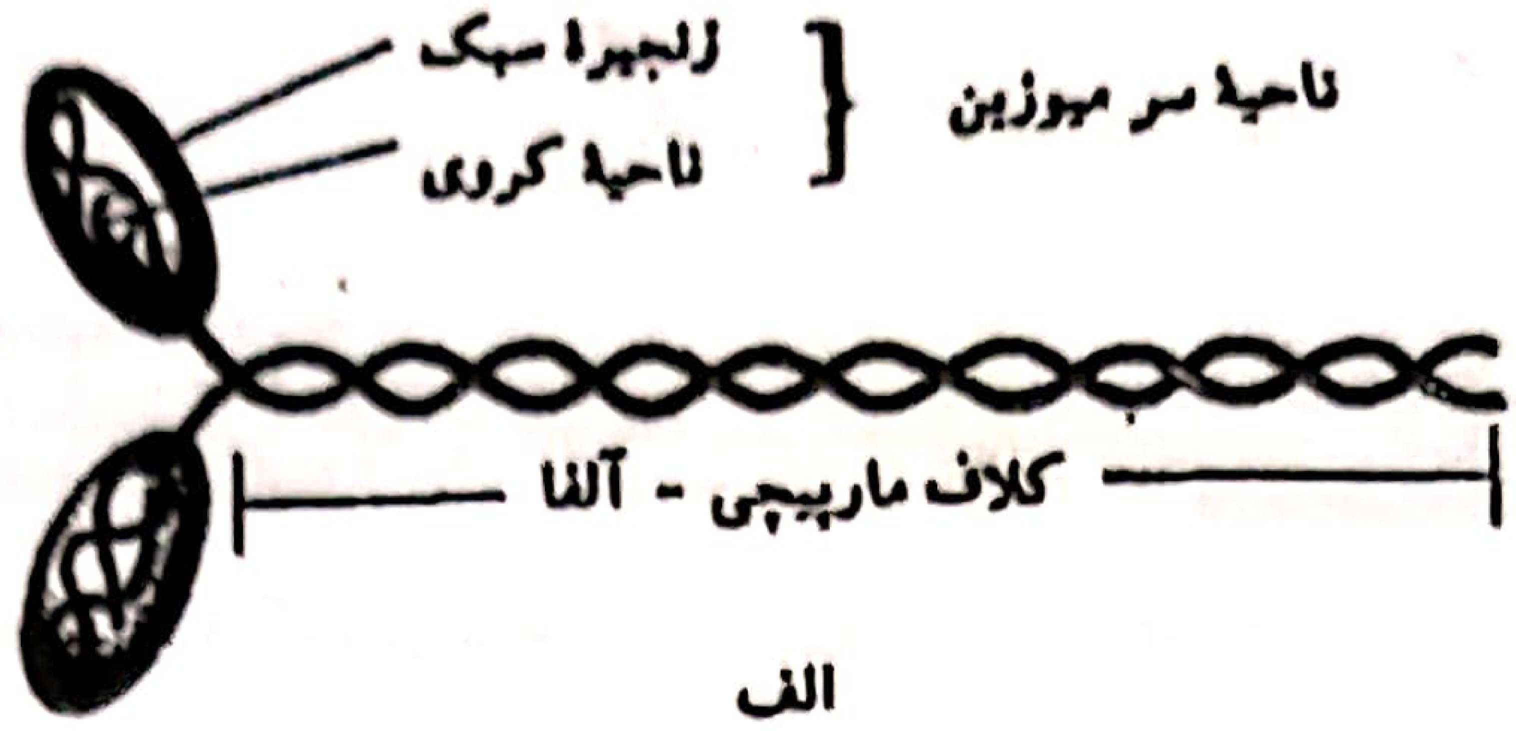
پروتئین‌های منفرد اکتین هم‌اندازه‌ی آنزیم‌های کوچک‌اند و گاهی به علت شکل کروی، جی ـ اکتین[1] نامیده می‌شوند. در بسیاری از یاخته‌ها، پروتئین نوع اکتین آزادانه وجود ندارد بلکه به یک پروتئین پایدار به‌نام پروفیلین[2] ترکیب شده است. این امر از پلیمریزاسیون تصادفی اکتین‌ها جلوگیری می‌کند. هنگامی که اکتین از پروفیلین جدا می‌شود، پلیمریزه شده و رشته‌های نازکی به‌نام اف‌اکتین[3] را تشکیل می‌دهد (شکل ۵-۲). هر رشته اکتین از دو رشته‌ی مونومر تشکیل شده است که به دور یکدیگر پیچیده‌اند. همانند دو رشته‌ی مروارید که شل به دور هم پیچیده شده باشند. در نتیجه رشته‌ی مارپیچی دراز و نازکی به قطر ۶ نانومتر به‌وجود می‌آید.



شکل ۵-۲. یک رشته‌ی اکتین

۲. میوزین ـ پروتئین اصلی که با ریزرشته‌های ماهیچه‌ای همراه است،میوزین نام دارد. طول این مولکول پروتئین بیش از ۱۰ برابر مولکول منفرد اکتین است. میوزین شکل غیرعادی دارد. یک سر مولکول از یک استوانه‌ی بسیار دراز (در حقیقت دوپلی‌پپتید مشخص که به دور یکدیگر پیچیده‌اند)؛ و سر دیگر از بخشی با دو سرکروی تشکیل شده است. در میکروگراف‌های الکترونی، یک مولکول میوزین همانند مار دوسر است. میوزین، همانند اکتین به‌طور ناگهانی رشته‌ها را تشکیل می‌دهد (شکل ۵-۳). این رشته‌ها توانایی بسیار مهمی دارند: سرکروی آنها مانند آنزیم شکافنده‌ی ATP عمل می‌کند، یعنی مولکول‌های ATP را به ADP + Pi + انرژی تجزیه می‌کند. انرژی حاصل از این واکنش سبب کوتاه شدن ریزرشته‌های ماهیچه‌ای می‌شود.

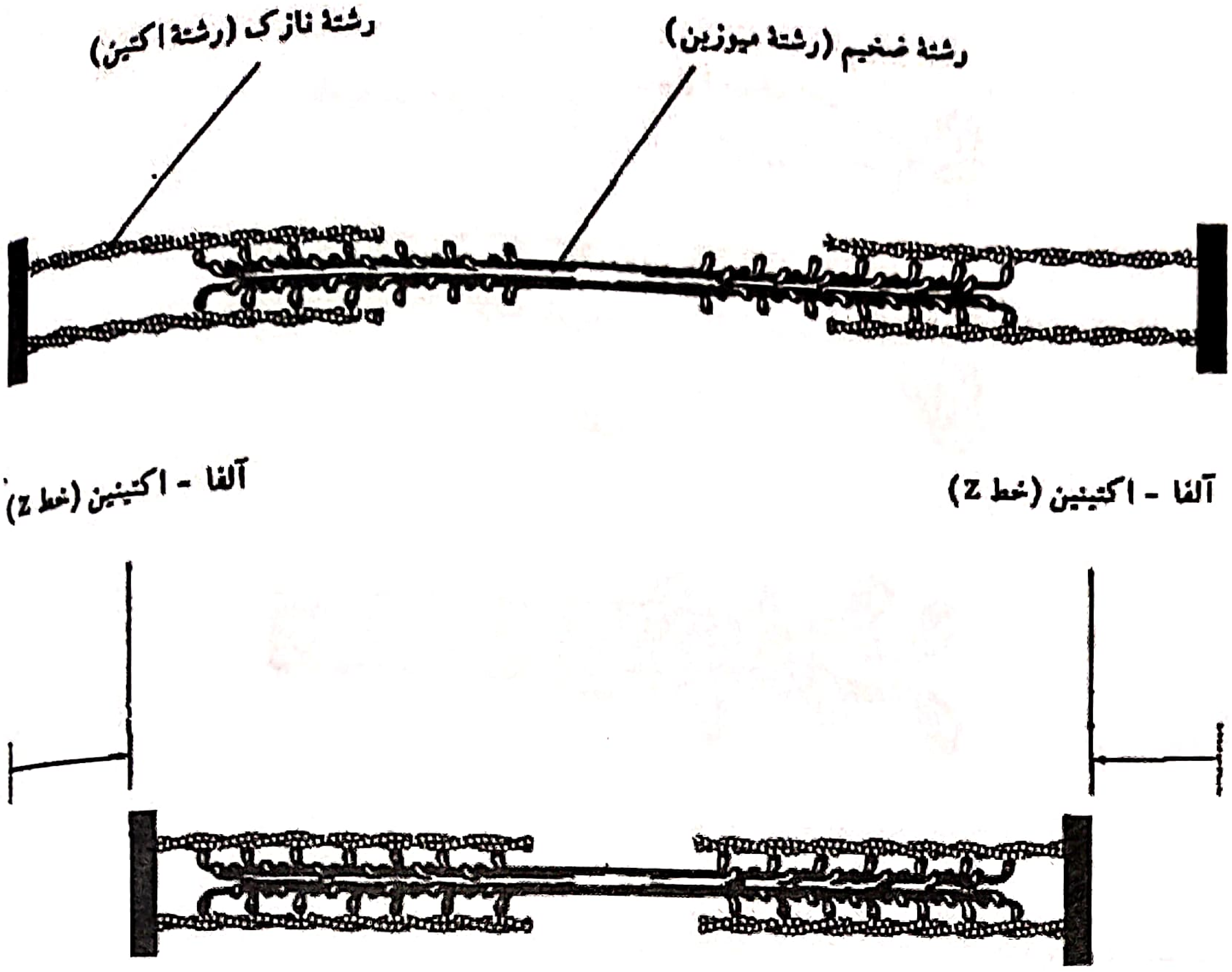
1. G - actin
2. profilin
3. F - actin





شکل ۵-۳. ساختار میوزین: الف) هر مولکول میوزین از دو زنجیر تشکیل شده است که به دور یکدیگر پیچیده‌اند: در انتهای هر زنجیر، بخشی کروی به‌نام سر قرار دارد. ب) مولکول‌های میوزین معمولاً به‌صورت رشته‌هایی به یکدیگر متصل می‌شوند و کابل میوزین را به‌وجود می‌آورند که سرها در فواصل منظم از این کابل بیرون می‌آیند. طول بخش‌های استوانه‌ای مولکول‌های میوزین در این میکروگراف ۱۵۰ نانومتر است.

رشته‌های ماهیچه‌ای از پروتئین‌های اکتین و میوزین به‌گونه‌ای بسیار نظم‌یافته تشکیل شده‌اند. اکتین و میوزین در محلول به‌طور خودبه‌خودی ترکیب تصادفی اکتینومیوزین را تشکیل می‌دهند. این ترکیب با افزودن ATP به محلول تجزیه می‌شود. هنگامی که ترکیب کاملاً منظم باشد، افزایش ATP سبب تجزیه‌ی آن نمی‌شود، بلکه باعث انقباض آن می‌گردد. راز این انقباض در چگونگی ترکیب رشته‌های اکتین و میوزین نهفته است. هنگامی که آنها مانند انگشتان دو دست بین هم قرار می‌گیرند، دو رشته قادرند نسبت به یکدیگر حرکت کنند. رشته‌ی منظم، آنچنان‌که در ماهیچه‌ی مهره‌داران رخ می‌دهد، در شکل ۵-۴ رسم شده است. در این شکل رشته‌ی میوزین بین دو زوج رشته‌های اکتین قرار دارد. سرهای کروی آن (به نام واحدهای S-I) به سوی رشته‌های اکتین در هر طرف پیش رفته است.



شکل ۵-۴. اتصال رشته‌های اکتین و میوزین در ماهیچه‌ی مهره‌داران: سرهای دو انتهای رشته‌ی میوزین در مسیرهای متفاوتی تزیین شده‌اند. بنابراین هنگامی که انتهای سمت راست مولکول‌های میوزین در طول رشته‌های اکتین به سمت راست می‌روند، رشته‌های اکتین و آلفا ـ اکتینین (ماده‌ای که در ماهیچه، خط z نامیده می‌شود) متصل به آنها را از چپ به سوی مرکز می‌کشاند. انتهای سمت چپ همان مولکول‌های میوزین در مسیری به سمت چپ حرکت می‌کند، و رشته‌های اکتین و خط z چسبیده به آنها را از راست به سوی مرکز می‌کشاند، نتیجه این می‌شود که هر دو خط z به سمت مرکز حرکت می‌کنند و انقباض رخ می‌دهد.

خودآزمایی ۵-۱

۱. سیتوسول چیست؟

۲. نواحی بازدوست سیتوپلاسم را چگونه می‌توان شناسایی کرد؟

۳. پلاسماژل و پلاسماسل را با هم مقایسه کنید.

۴. عواملی که حرکت ذرات را در سیتوپلاسم تسریع می‌کنند کدام‌اند؟

۵. انواع حرکت سیتوپلاسمی را نام ببرید.

۶. سیتوکالازین «ب» ماهیچه‌های اسکلت پستانداران را چگونه غیرفعال می‌کند؟

۷. ساختار شیمیایی رشته‌های ماهیچه‌ای را به اختصار شرح دهید.

۸. مهم‌ترین پروتئین تشکیل‌دهنده‌ی رشته‌های ماهیچه‌ای چه نام دارد و نقش آن چیست؟

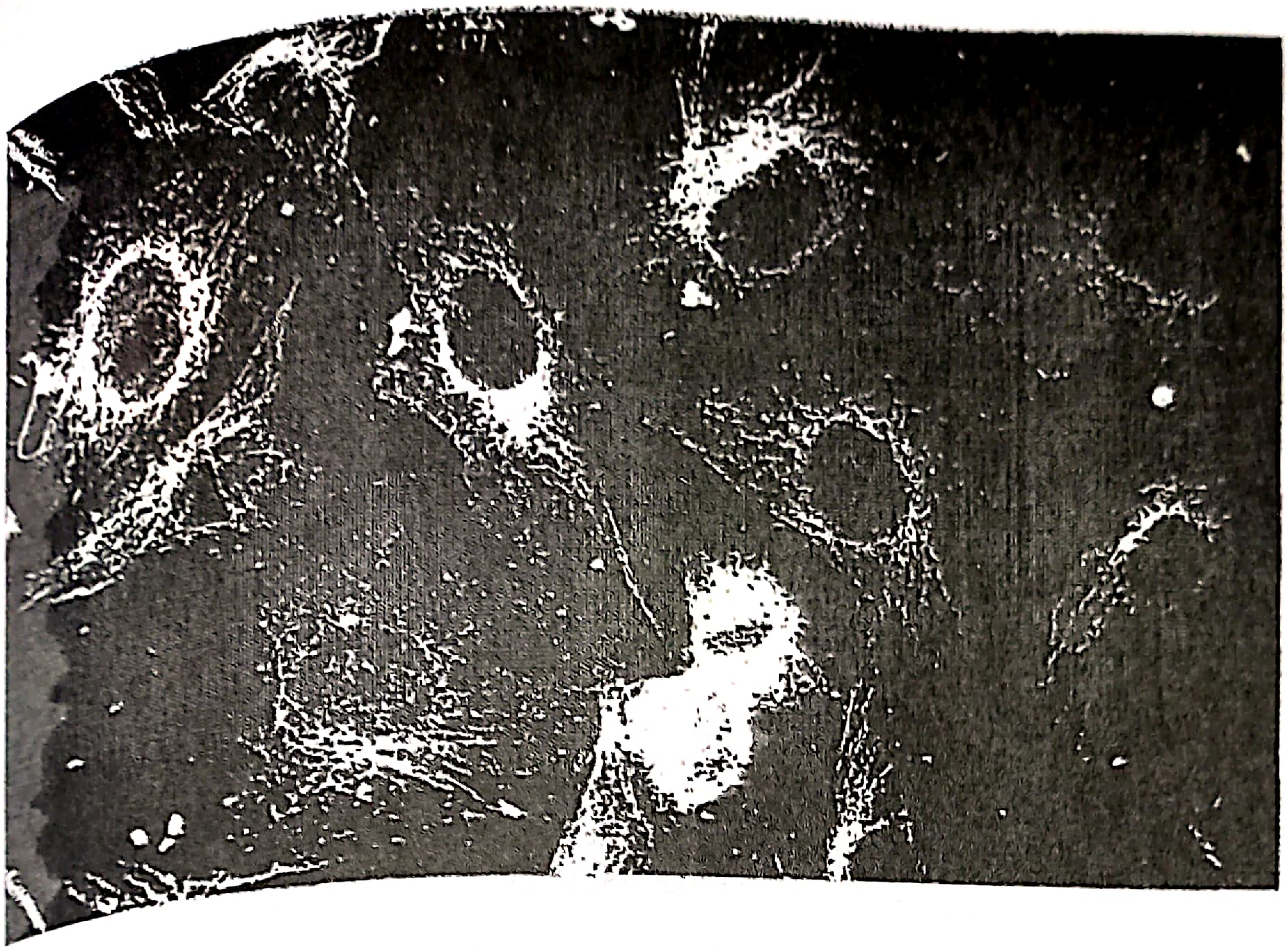
ریزلوله‌ها

هنگامی که یاخته با میکروسکوپ قوی مورد مطالعه قرار می‌گیرد، ریزرشته‌ها تنها رشته‌های قابل مشاهده نیستند، بلکه رشته‌های بسیار عریض‌تری به‌نام ریزلوله‌ها در آن دیده می‌شوند. ریزلوله‌ها بزرگ‌ترین و ناپایدارترین رشته‌های شبکه‌ی میکروترابکولی هستند. این لوله‌ها توخالی، به قطر ۲۴ نانومتر و طول ۲۵ میکرومترند که در همه‌ی یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص وجود دارند (شکل ۵-۵). ریزلوله‌ها استوانه‌های کشیده‌ای هستند که بدنه‌ی اصلی آنها از دو پروتئین همانند به‌نام توبولین[1]های a و b که هر یک ۵۰۰ اسیدآمینه دارد، تشکیل شده است. این دو پروتئین با یکدیگر مولکول‌های جفت بیضوی را تشکیل می‌دهند که معمولاً به‌نام واحدهای توبولین معرفی شده‌اند. بدین‌ترتیب، هر ریزلوله‌ها زنجیری از واحدهای توبولین است که به‌طور مارپیچ مانند دانه‌های تسبیح به دنبال هم قرار دارند (شکل ۵-۶). ریزلوله‌ها از ریزرشته‌ها سخت‌ترند و ضخامتشان ۵ برابر ضخامت ریزرشته‌هاست. قطر هر ریزلوله ۱۵ تا ۳۴ نانومتر است. ریزلوله‌ها، مانند ریزرشته‌ها، در ایجاد توانایی حرکت در یاخته نقش دارند. اما چگونگی عمل آنها کاملاً متفاوت است.

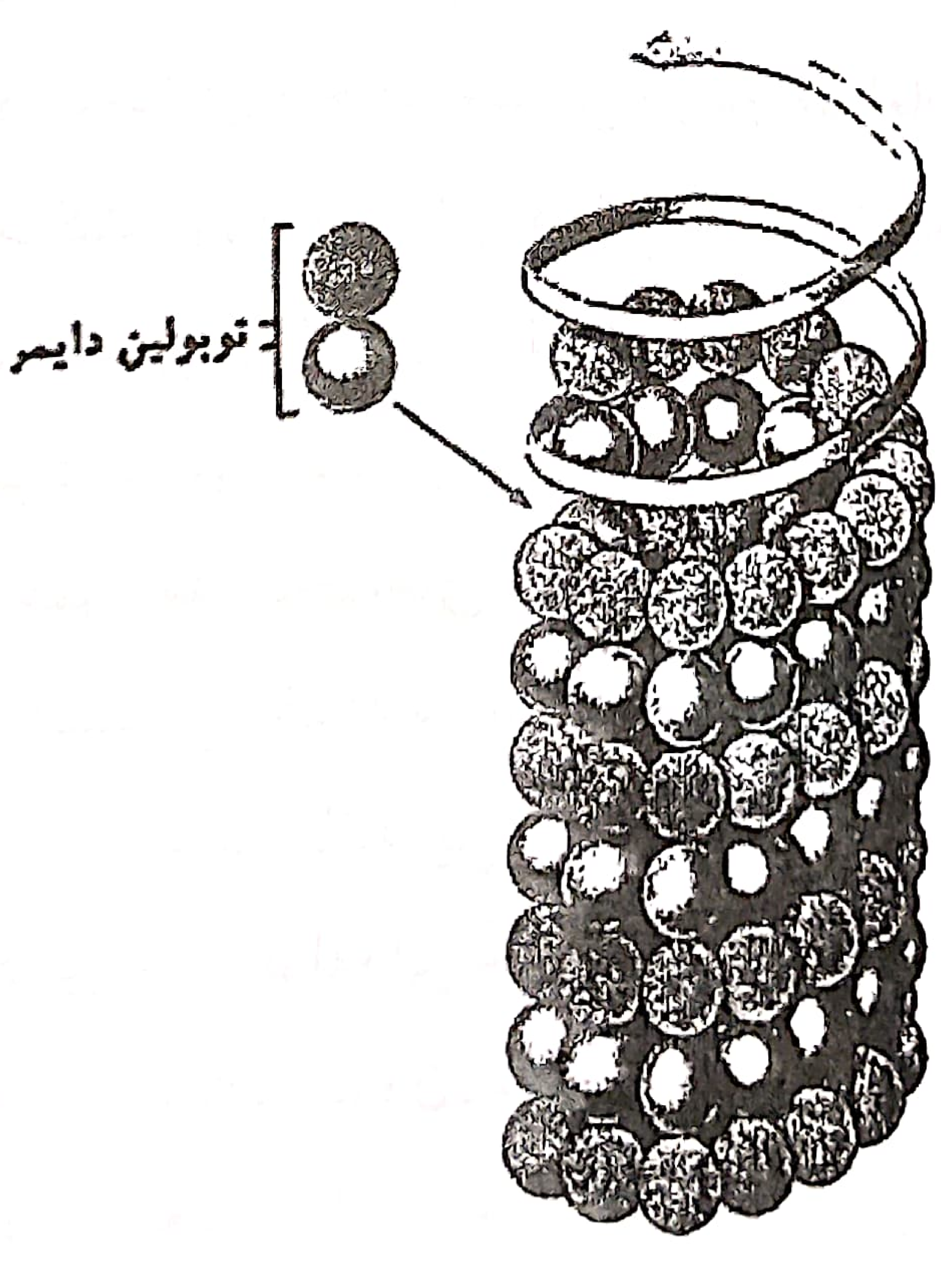
نقش ریزلوله‌ها در معماری یاخته، نخستین بار در مطالعات مربوط به کلشیسین[2] آشکار شد. کلشیسین حرکت کروموزوم‌ها را هنگام تقسیم یاخته‌ای یوکاریوت‌ها متوقف می‌سازد، زیرا به توبولین متصل می‌شود و از تشکیل ریزلوله‌هایی که کروموزوم‌ها را به حرکت درمی‌آورند، جلوگیری می‌کند. در مطالعات اثر کلشیسین، مشاهده‌ی بسیار جالب توجه دیگری به عمل آمد: یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص که فاقد دیواره‌ی یاخته‌ای هستند، اگر به کلشیسین آغشته شوند، شکل خود را از دست می‌دهند. نخستین سرنخی که پژوهشگران به آن دست‌یافته این بود که یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص از درون به‌وسیله‌ی شبکه‌ای از ریزلوله‌های چسبیده به سطح درونی غشا نگاهداری می‌شوند. ریزلوله‌ها از بخش مرکزی درون‌یاخته به‌صورت شعاع‌هایی همانند همانند چرخ دوچرخه منتهی در سه بعد به طرف خارج کشیده شده‌اند. این شبکه‌ی حفاظتی ریزلوله‌ها که بخشی از اسکلت یاخته‌ای است (شکل ۵-۷) به غشای بیرونی یاخته مقاومت می‌بخشد. درست مانند اسکلتی که بدن ما را نگاهداری می‌کند، اما

---

1. Tubulin
2. Colchicine

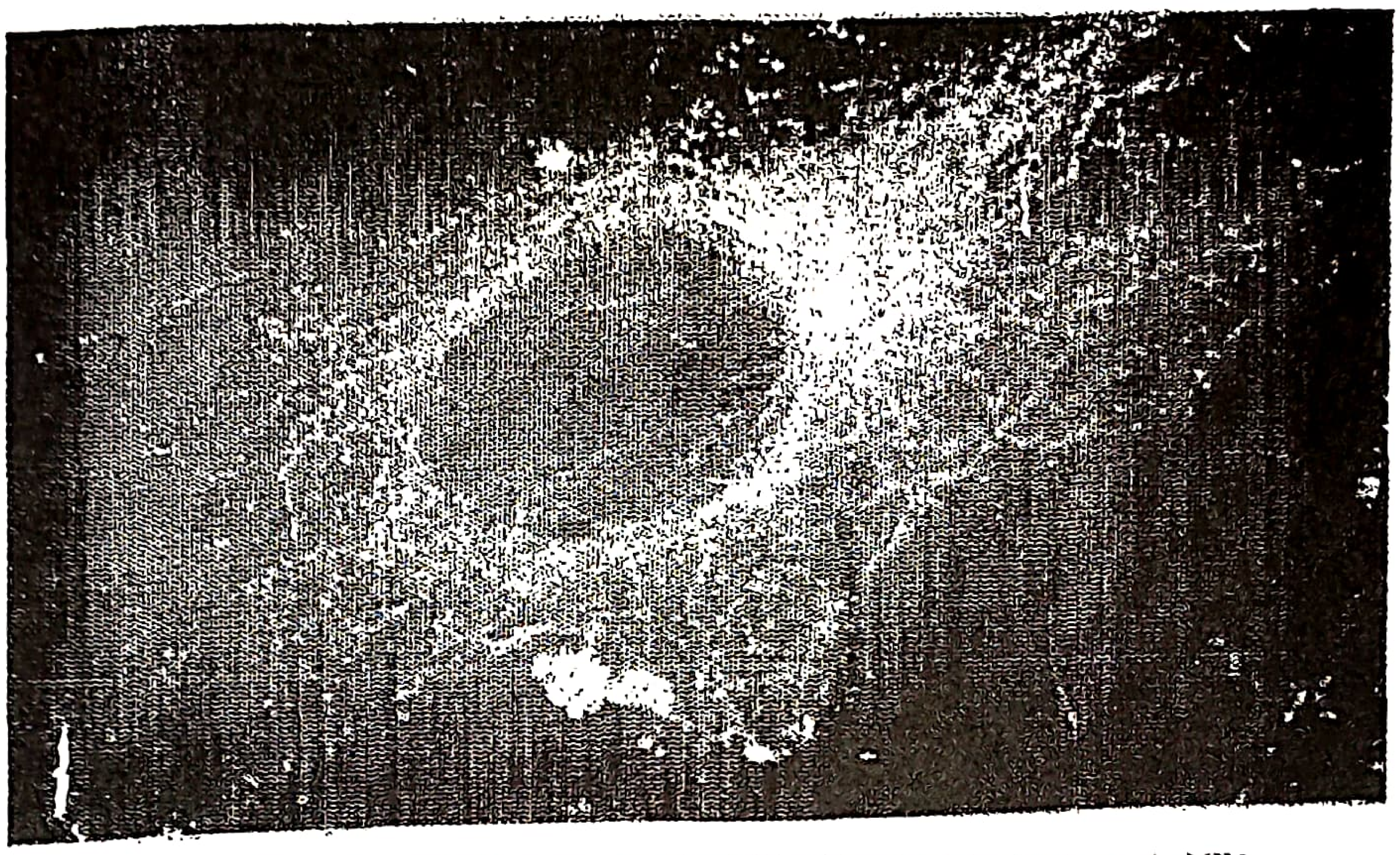


شکل ۵-۵. با به‌کاربردن پروتئین‌های فلورسنت که به‌طور اختصاصی به توبولین متصل می‌شوند، می‌توان ریزلوله‌ها را دریاخته‌های کلیوی نوزادان هامستر (Hamster) مشاهده کرد.

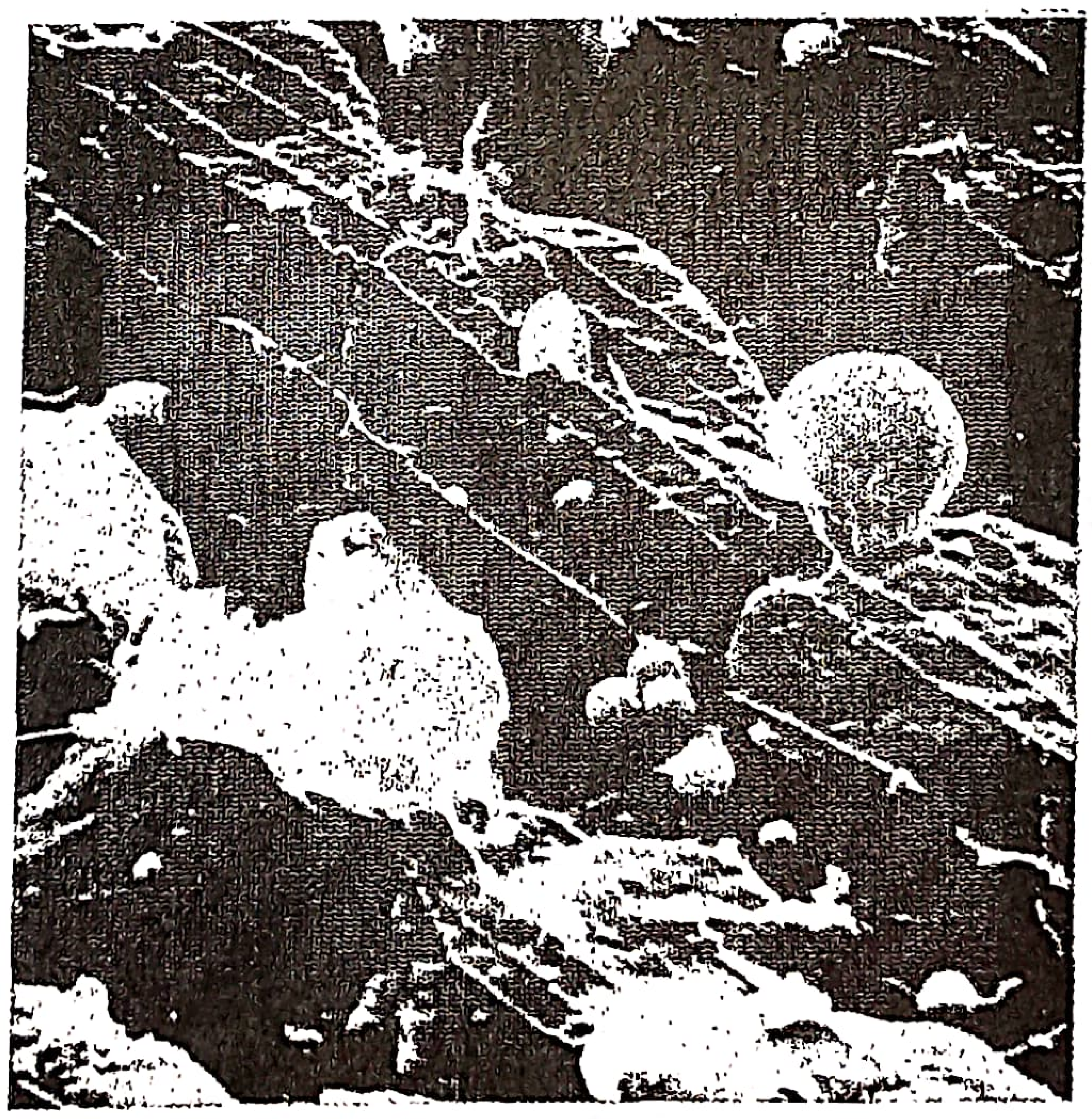


شکل ۵-۶. ریزلوله‌ها از یک ردیف مارییچی واحدهای توبولین تشکیل شده‌اند. پروتئین‌های توبولین ابتدا از دو پروتئین توبولین به‌صورت دایمر تشکیل شده و سپس این دایمرها به انتهای زنجیر مارپیچی در حال رشد اضافه می‌شوند.

اسکلت ریزلوله‌ها متحرک‌تر از اسکلت بدن است. ریزلوله‌ها از مواد پایدار یاخته نیستند، مگر آنکه به‌صورت تاژک از یاخته خارج شوند. آنها ساختارهای متحرکی در درون‌یاخته‌اند که دایماً ساخته شده و بعد خراب می‌شوند. انقباض یا انبساط بخش‌هایی از شبکه‌ی اسکلتی ریزلوله‌ها سبب تغییر شکل یاخته‌ی جانوری می‌شود، زیرا این شبکه به غشای یاخته متصل است و غشا را حفظ می‌کند.



الف



ب

شکل ۵-۷. نظر اجمالی به اسکلت یاخته‌ای یوکاریوت‌ها: الف) ریزلوله‌های یاخته‌های کلیه‌ی نوزاد هامستر که در محیط کشت رشد کرده‌اند. ب) ریزلوله‌های یاخته‌های گیاهی.

ریزرشته‌ها و ریزلوله‌ها دو مکانیسم اساسی را تدارک می‌بینند. یکی اینکه یاخته‌های یوکاریوت توانایی ایجاد حرکت در کروموزوم‌ها را پیدا می‌کنند و دیگر اینکه

اندامک‌های دیگر به محل‌های متفاوتی در درون‌یاخته حرکت می‌کنند، درست همانند مکانیسم‌هایی که برای شنا کردن آغازیان و دویدن یوزپلنگ به‌کار می‌روند. همه‌ی حرکات جانوران به نوعی به ریزرشته‌ها و ریزلوله‌ها بستگی دارد.

ریزلوله‌ها احتمالاً در ابتدا به‌صورت عناصر ساختاری در یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص به‌وجود آمده‌اند. چون ریزلوله‌ها به آسانی از هم جدا می‌شوند، بدین‌جهت یاخته‌ها را با توانایی‌های نگاهدارنده‌ی اشکال موقتی تجهیز می‌کنند. چنین سازشی در بسیاری از ساختارهای ریختی یوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای مانند افراد سلسله‌ی آغازیان (شکل ۵-۸) به‌طور چشمگیری دیده می‌شود.

مثال قابل توجه به‌ویژه اکتینوسفریوم[1] است که یکی از آغازیان خورشیدی[2] بسیار زیباست و دنباله‌های نازکی به‌نام اگزوپود[3] را در تمام جوانب به‌صورت شعاع به خارج می‌فرستد (شکل ۵-۹).

حرکت یاخته

حرکت فعال از جایی به جای دیگر یکی از ویژگی‌های موجودات زنده از جمله جانوران است. حتی موجوداتی که جابه‌جا نمی‌شوند و حرکت نمی‌کنند، یاخته‌های آنها زنده‌اند و حرکت دارند.

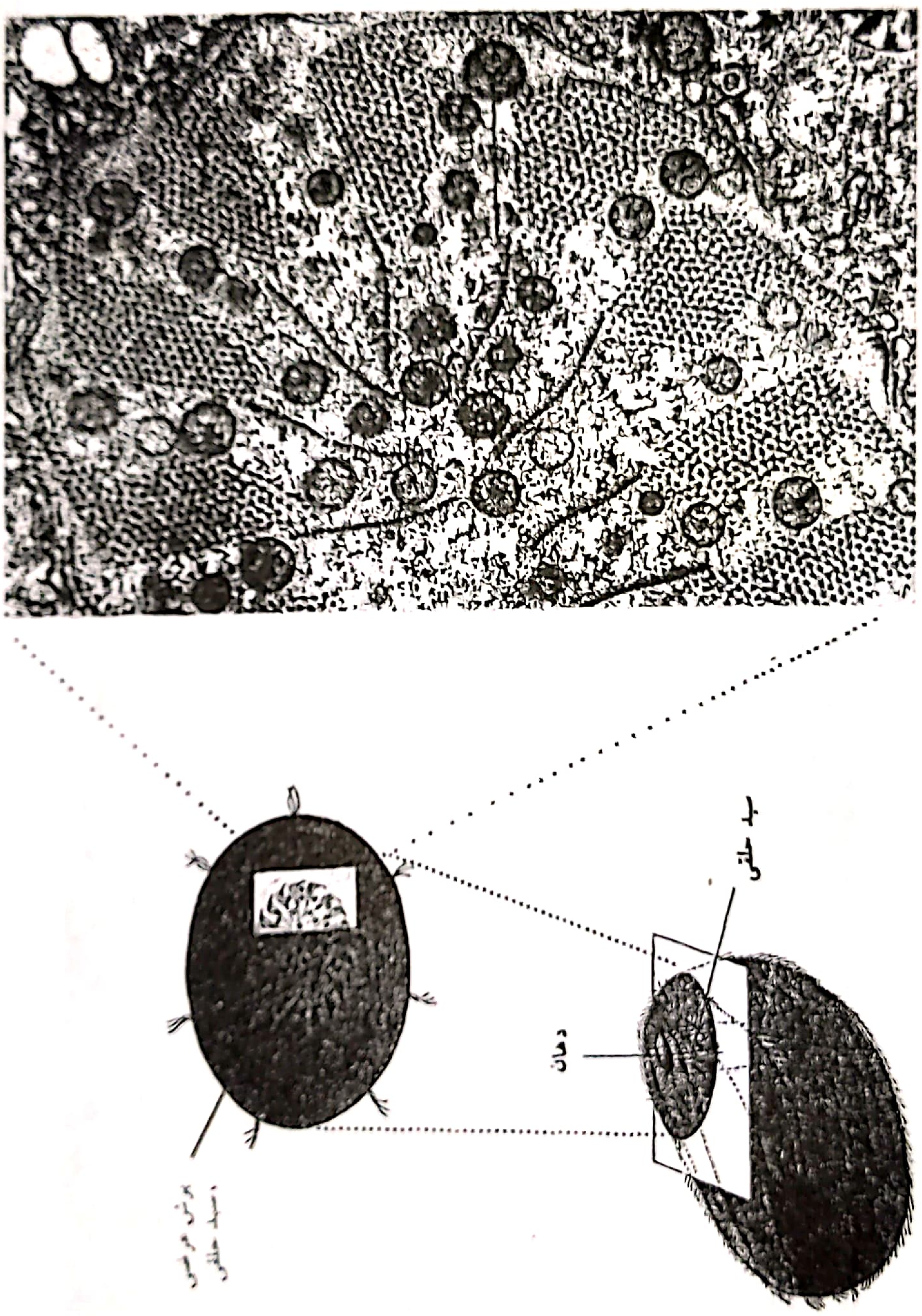
مکانیسم‌های مسئول حرکت نقش مهمی را در تکامل زندگی ایفا کرده‌اند این نکته را با ذکر چند مثال بیشتر توضیح می‌دهیم: مکانیسمی که باکتری‌ها هنگام شنا به‌کار می‌برند تا سبب حرکت تاژک‌های خود شوند، در اثر فعالیت تلمبه‌ی پروتونی حاصل می‌شود. این مکانیسم به‌وسیله‌ی میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌های یوکاریوت‌ها که ATP را هنگام متابولیسم اکسایشی و فتوسنتز تولید می‌کنند، انجام می‌گیرد. مکانیسمی که آغازیان برای حرکت تاژک خود به‌کار می‌برند، حرکت ریزلوله‌هاست. این ریزلوله‌ها همچنین باعث حرکت کروموزوم‌ها در هنگام تقسیم یاخته‌ای می‌شوند.

انقباض ریزرشته‌ها سبب تغییر شکل یک یاخته‌ی منفرد می‌گردد که این انقباض نیز مکانیسم اساسی حرکت ماهیچه است. این مکانیسم، نیروی محرکی است برای

---

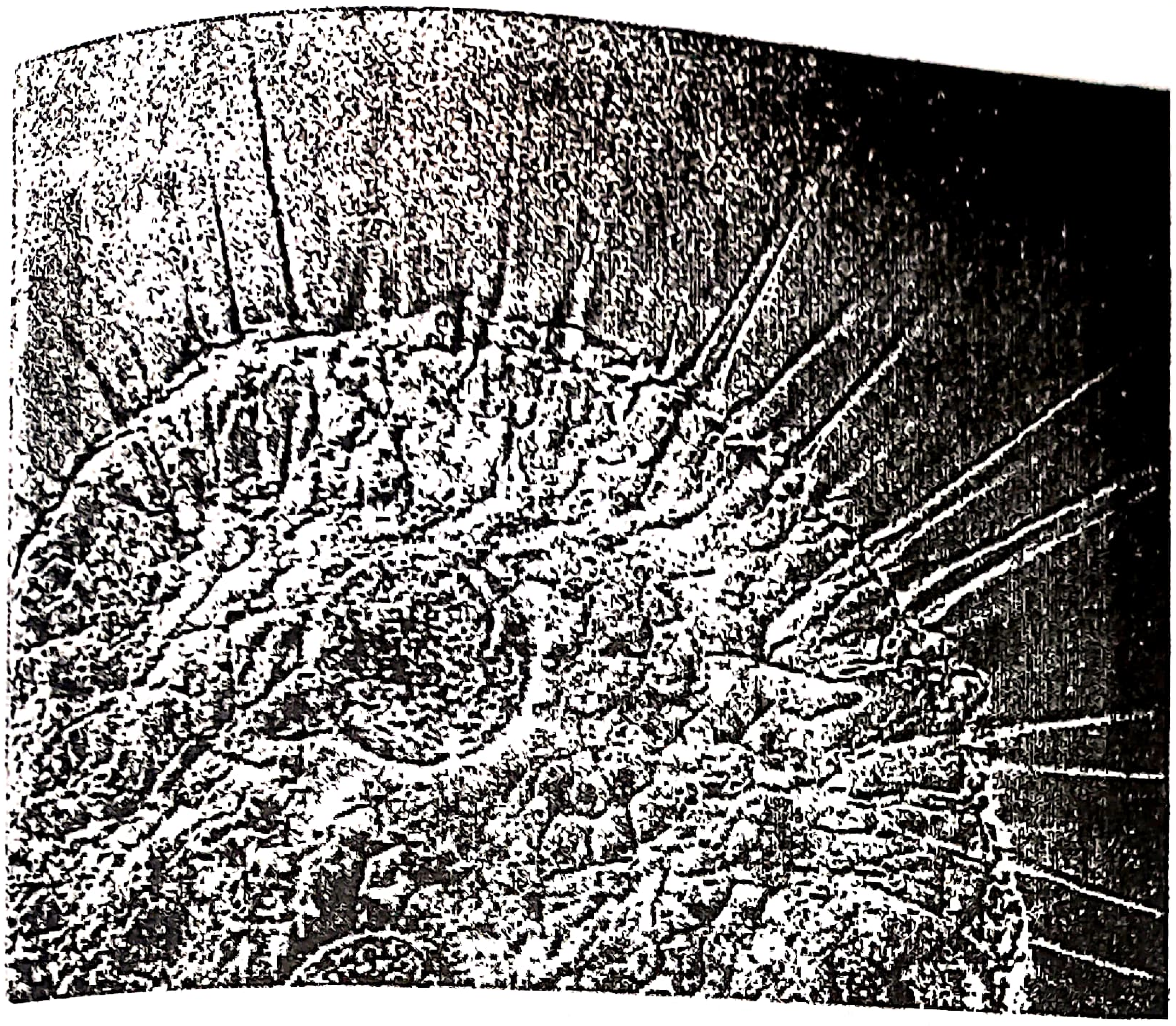
1. Actinosphaerium
2. heliozoan
3. axopod

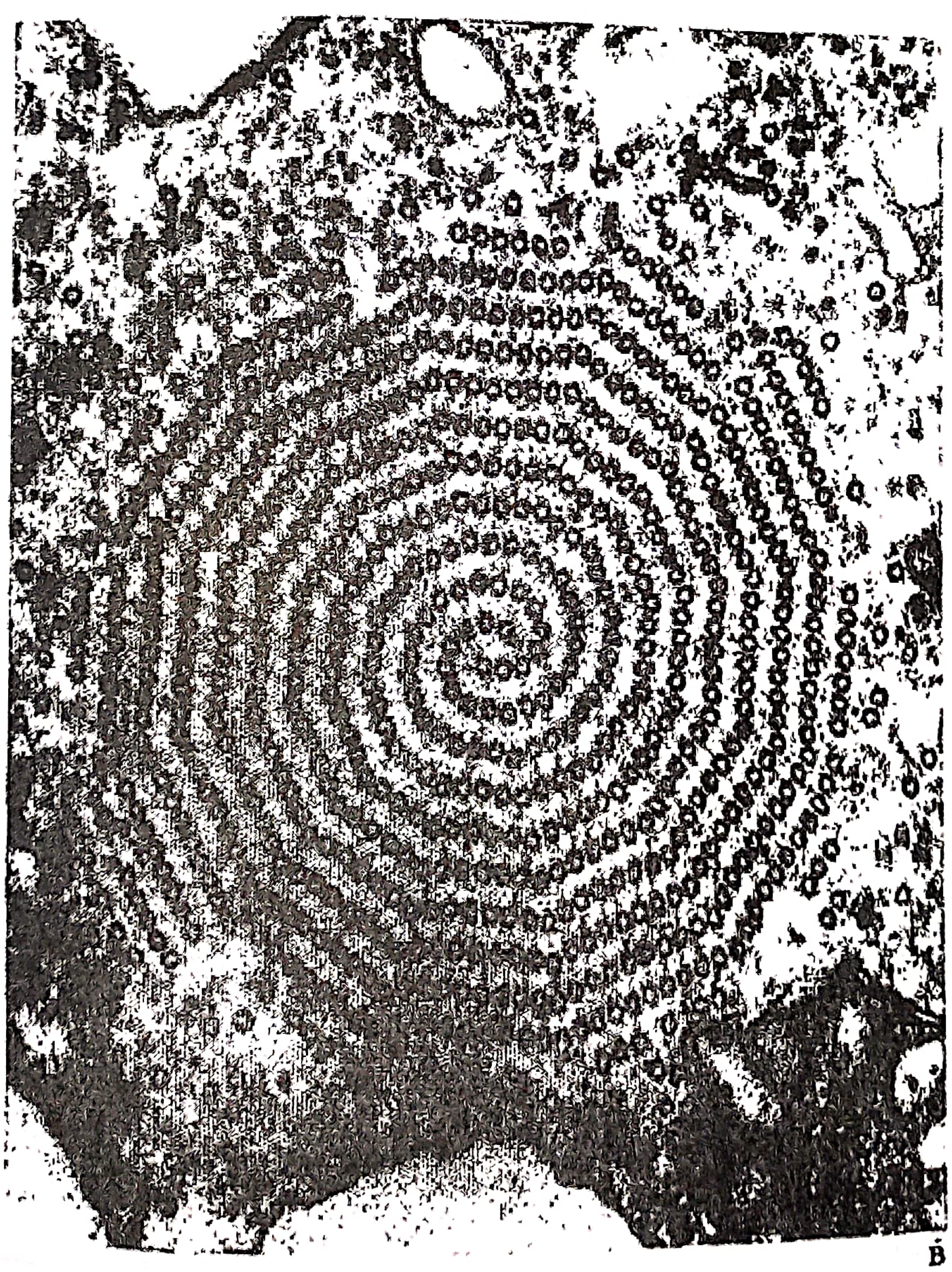
حرکت چشم‌های ما هنگامی که این صفحه را می‌خوانیم، همچنین برای انگشتان ما درحالی‌که صفحات را ورق می‌زنیم، و در حقیقت برای همه حرکات جانوران. با وجود این، طبیعی است که در مورد انقباض ماهیچه‌ای به «تحرک»[1] بیندیشیم. زیرا به‌همین‌دلیل است که انسان راه می‌رود و حرکت می‌کند، رونـدهای مسئول حرکت مهره‌داران همان‌هایی هستند که در یاخته‌های منفرد صورت می‌گیرند. این یاخته‌ها شکل



شکل ۵-۸. پسودو میکروتوراکس دوبیوس (Pseudomicrothorax dubius) که یکی از آغازیان است، غذای خود را از راه دهان به درون سبد حلقی، که در برش عرضی نشان داده شده است، فرو می‌برد. ردیف‌های بسیار منظم ریزلوله‌ها سبب انقباض و انبساط دیواره‌های سبد شده و آب و غذا را به درون می‌کشند.

1. locomotion


A


B

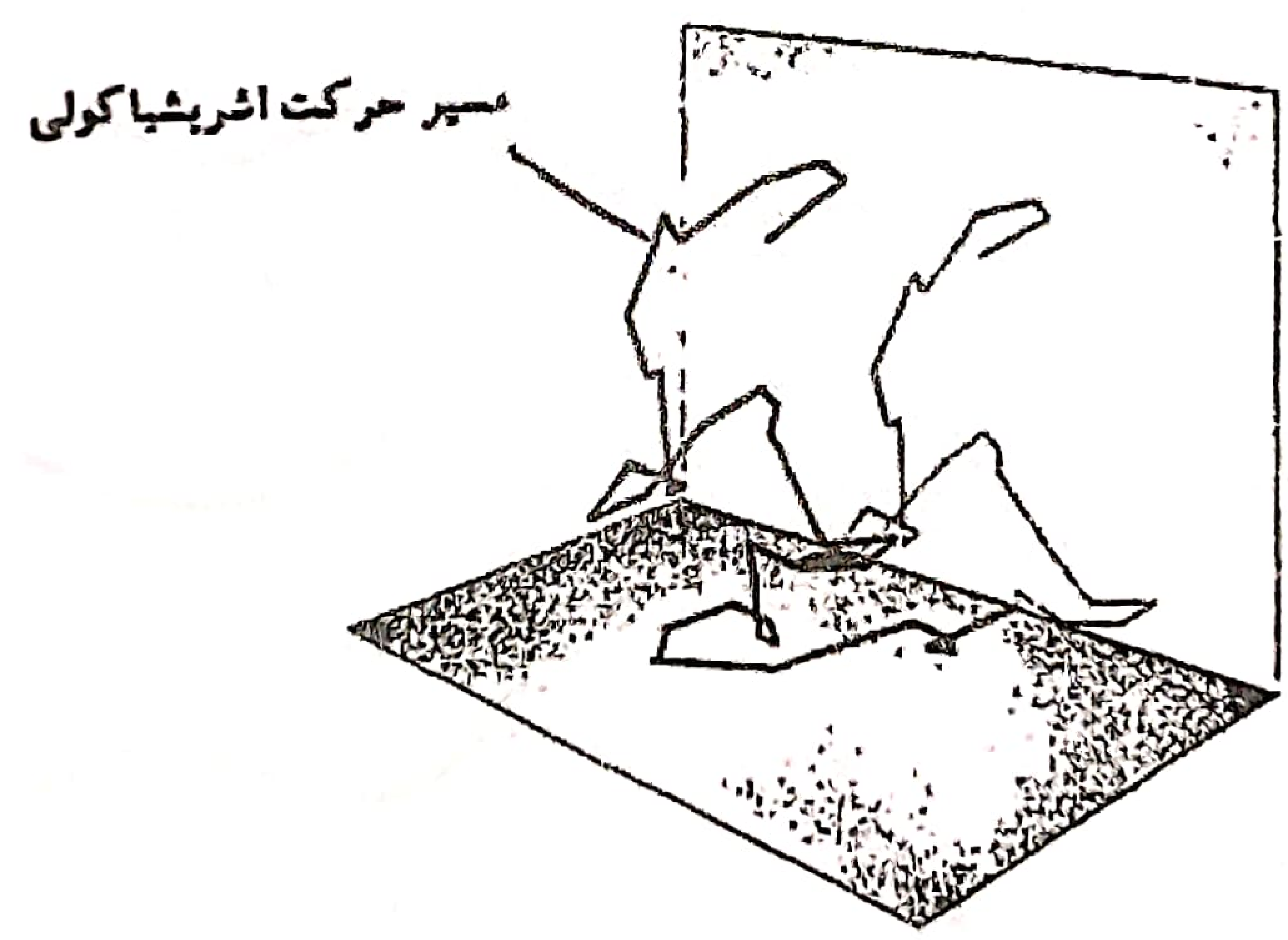
شکل ۵-۹. الف) اگزوپودها از اکتینوسفریوم به‌صورت شعاع‌هایی خارج می‌شوند. ب) در برش عرضی، هر اگزوپود از ستونی متشکل از ریزلوله‌ها به‌وجود آمده است.

خود را در اثر انقباض اسکلت یاخته‌ای تغییر می‌دهند. ماهیچه مجموعه‌ای از یاخته‌های منفرد است که ریزرشته‌های خود را به‌طور جمعی و هماهنگ منقبض می‌کند.

عملاً همه حرکات یاخته و همه موارد درون یاخته‌ای به یکی از سه روند: چرخش تاژکی، حرکت ریزلوله‌ها، یا انقباض ریزرشته‌ها بستگی دارد. هر یک از این سه روند اصلی، راه‌حل مستقل و بسیار متفاوتی را برای تأمین وسیله‌ی حرکتی ارائه می‌دهد.

۱. حرکت در پروکاریوت‌ها (از طریق چرخش تاژکی)

در میان یاخته‌های زنده، شاید باکتری‌ها متحرک‌ترین آنها باشند. اگر باکتری‌ها را در یک قطره آب در زیر میکروسکوپ مشاهده کنیم، بیش‌ترین آنها دایماً مسیر خود را تغییر می‌دهند و به‌ندرت این عمل به‌کندی صورت می‌گیرد (شکل ۵-۱۰). بسیاری از باکتری‌های منفرد می‌توانند به اندازه‌ی قطر ۲۰ یاخته در ثانیه شنا کنند.



شکل ۵-۱۰. مسیری که باکتری طی کرده است، بسیار نامنظم است. این نوع حرکت بی‌قاعده است. در آزمایشی که در اینجا نشان داده شده، موقعیت باکتری منفردی مانند اشریشیاکولی با یک‌سری عکس‌برداری به تصویر درآمده و مسیر آن در سه بعد مشخص شده است.

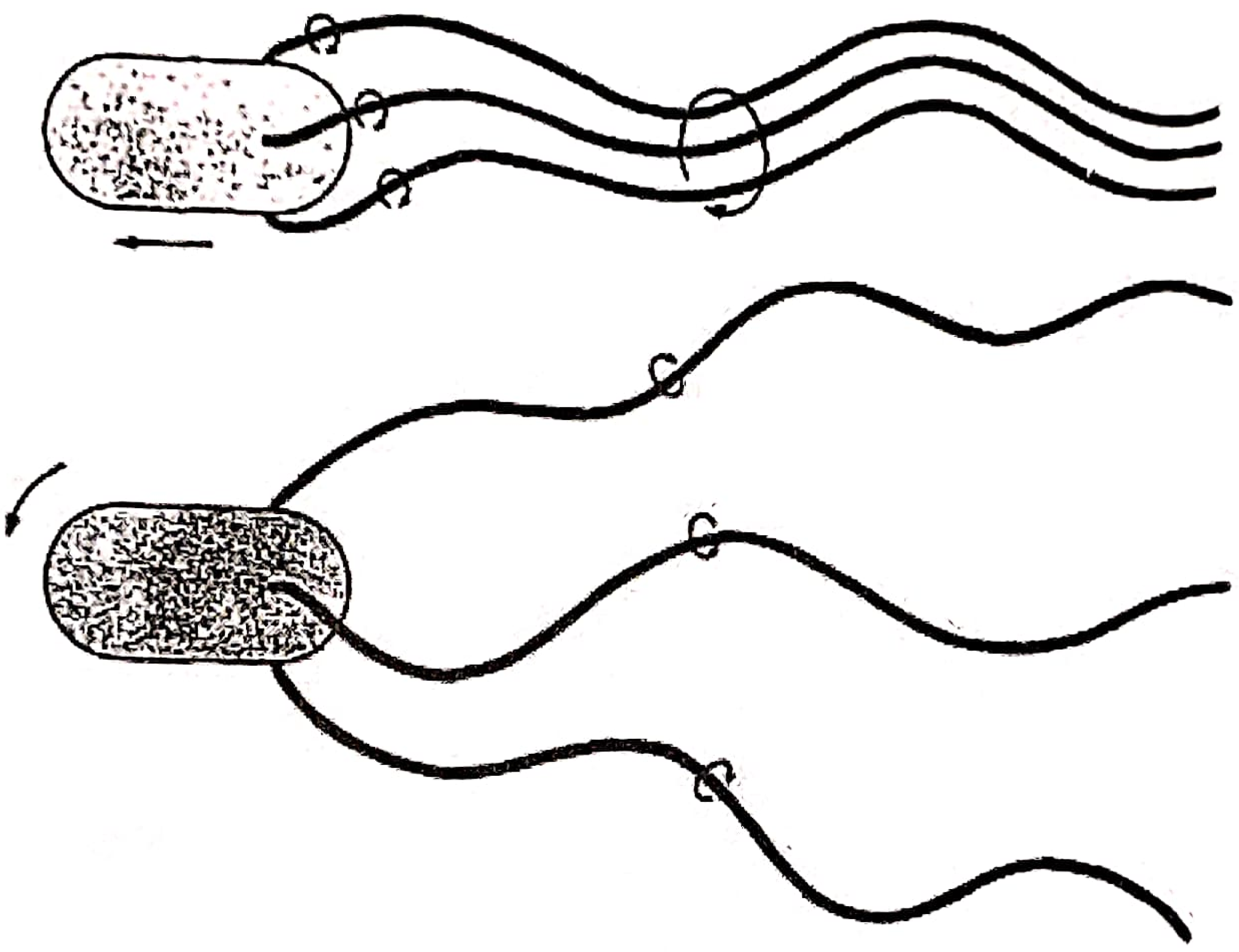
باکتری‌ها می‌توانند به‌وسیله‌ی چرخش سریع رشته‌های پروتئینی به‌نام «تاژک»[1] های باکتریایی که از بدن آنها خارج شده است، در آب شنا کنند. هنگامی که یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص را با بزرگ‌نمایی کم میکروسکوپ مورد بررسی قرار

---

۱. Flagellum: واژه‌ی لاتینی به معنی شلاق یا تازیانه است و آن رشته‌ی سیتوپلاسمی دراز و باریکی است که برای حرکت موجودات تاژک‌دار به کار می‌رود.

دهیم، رشته‌های ظریفی را که به طرف خارج کشیده شده‌اند و برای شنا به‌کار می‌روند مشاهده می‌کنیم، این رشته‌ها را تاژک گویند. هرچند که در مشاهده با میکروسکوپ‌های قوی‌تر، تاژک‌های یوکاریوت‌ها ساختار درونی پیچیده و کاملاً متفاوت با ساختار تاژک باکتری‌ها دارند. این مطلب بسیار مهم است که این دو نوع ساختار بسیار متفاوت را با هم اشتباه نکنیم، به‌ویژه چون تاژک‌های یوکاریوت‌ها چنین نقش مهمی را در زیست‌شناسی یوکاریوت‌ها ایفا می‌کنند.

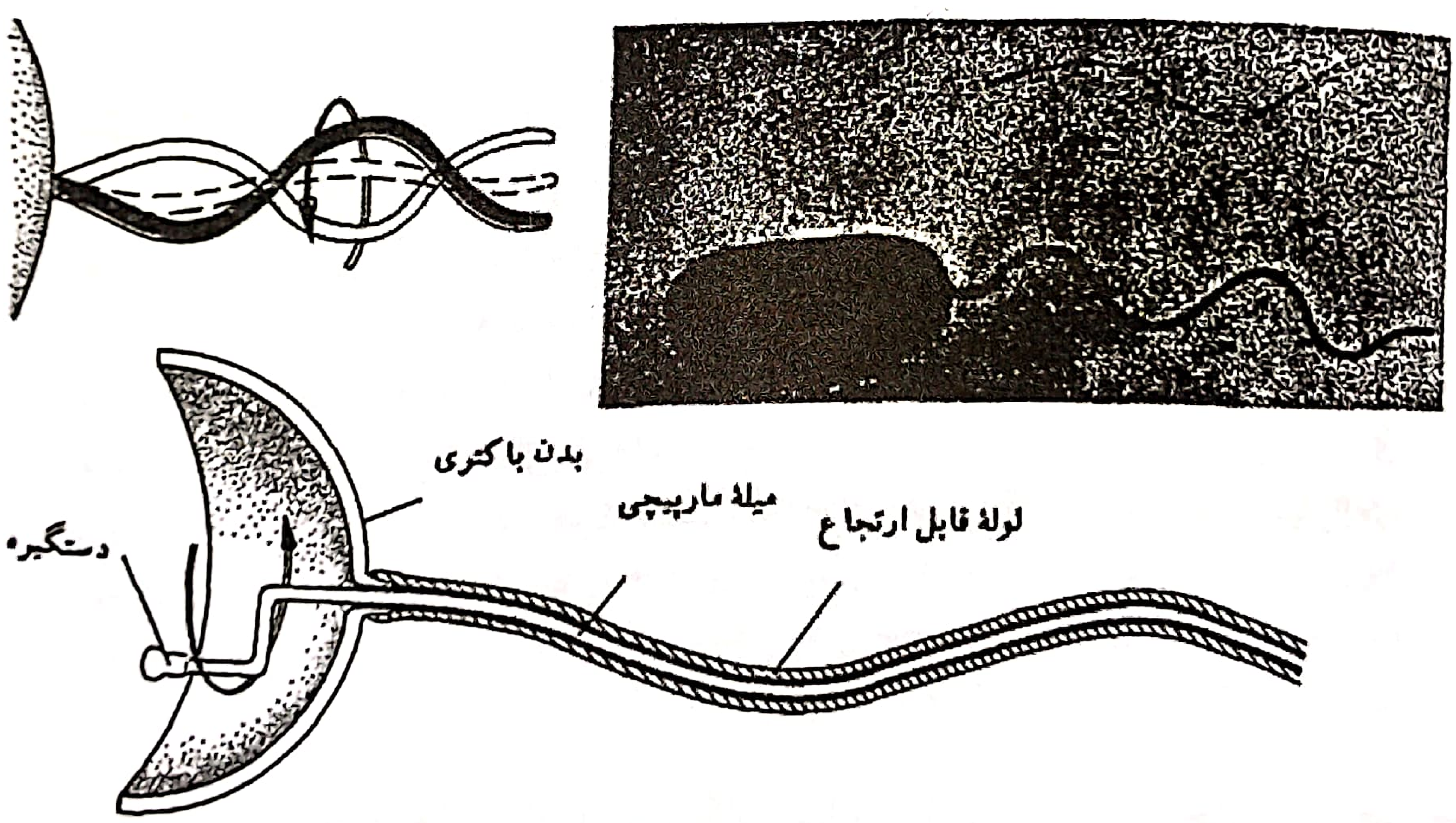
در یک انتهای باکتری یک یا تعداد بیشتری تاژک وجود دارد که اندازه‌ی هر یک چند برابر طول باکتری است. حرکت موجی این تاژک‌ها موجود را در آب به حرکت درمی‌آورد (شکل ۵-۱۱). حرکت موجی تاژک، در اثر یک‌سری انقباضات تاژک



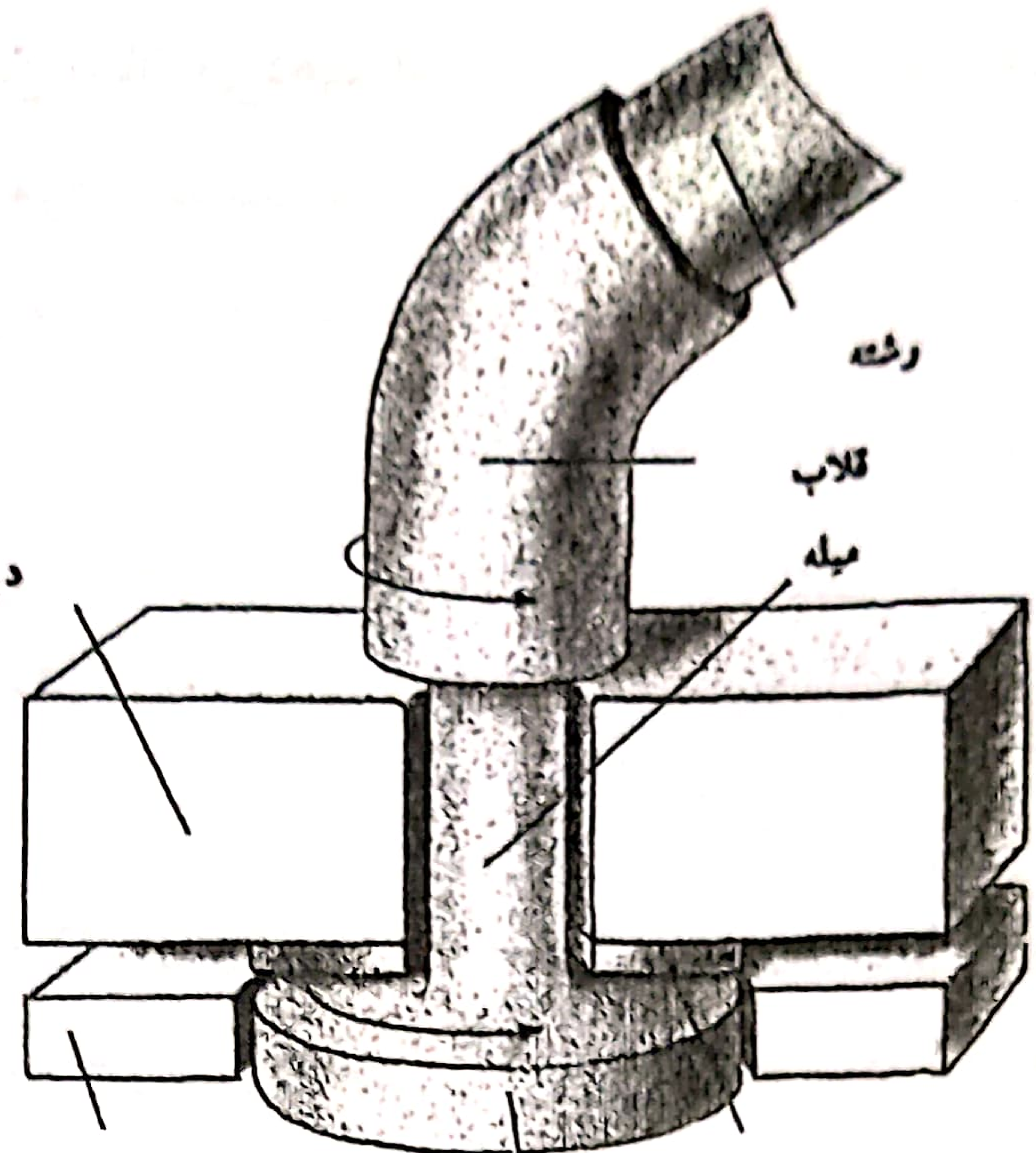
شکل ۵-۱۱. باکتری اشریشیاکولی چندین تاژک دارد که در یک انتهای آن قرار گرفته‌اند. هنگامی که این تاژک‌ها در یک جفت می‌چرخند، دور یکدیگر می‌پیچند و در آب شلاق می‌زنند و خود را به طرف جلو می‌رانند. هنگامی که تاژک‌ها در مسیرهای متفاوتی می‌چرخند، این امر سبب می‌شود باکتری به‌جای اینکه به جلو رانده شود، غلت بخورد. زمانی که باکتری غلت می‌خورد مسیر باکتری به‌طور نامنظمی تغییر می‌کند، که این عمل روش سودمندی برای سیاحت یک محیط است.

باکتری‌هایی همانند خزیدن موجی مار، نیست. این پدیده را می‌توان با محکم کردن قاعده‌ی تاژک منفرد با پرتوهای لیزر نشان داد. این تاژک دیگر حرکت نمی‌کند و به جای حرکت حالت سکون و استراحت دارد. موج، که باید از داخل بدن باکتری منشأ گیرد در اثر وارد آمدن ضربه به بالا و پایین همانند هنگامی که ته طناب درازی را

می‌گیریم و به بالا و پایین تکان می‌دهیم امواج عمودی را به پایین طناب می‌فرستیم، به‌وجود نمی‌آید. موج عمودی نیست که بتوان آن را به‌طور زنده با به‌کار بردن مواد شیمیایی مانند پادتن‌های ضد رشته، که ته یک رشته یا گروهی از رشته‌ها را به سطح لام میکروسکوپ می‌چسباند، نشان داد. اگر نوک تاژک به این طریق چسبیده شود، باکتری مهار شده در انتهای دیگر تاژک حرکت سریع به بالا و پایین نخواهد داشت، اما در عوض به دور خود خواهد چرخید. رشته‌ی تاژک مانند یک باله عمل نمی‌کند، بلکه رفتار آن مانند یک پره است (شکل ۵-۱۲). چرخش تاژک باکتریایی به‌وسیله‌ی یک «موتور» چرخشی پیچیده که در دیواره و غشای یاخته فرو رفته است، انجام می‌گیرد (شکل ۵-۱۳). این حرکت چرخشی عملاً ویژه‌ی پروکاریوت‌هاست. فقط تعداد کمی از یوکاریوت‌ها اندام‌هایی دارند که حقیقتاً می‌چرخند.

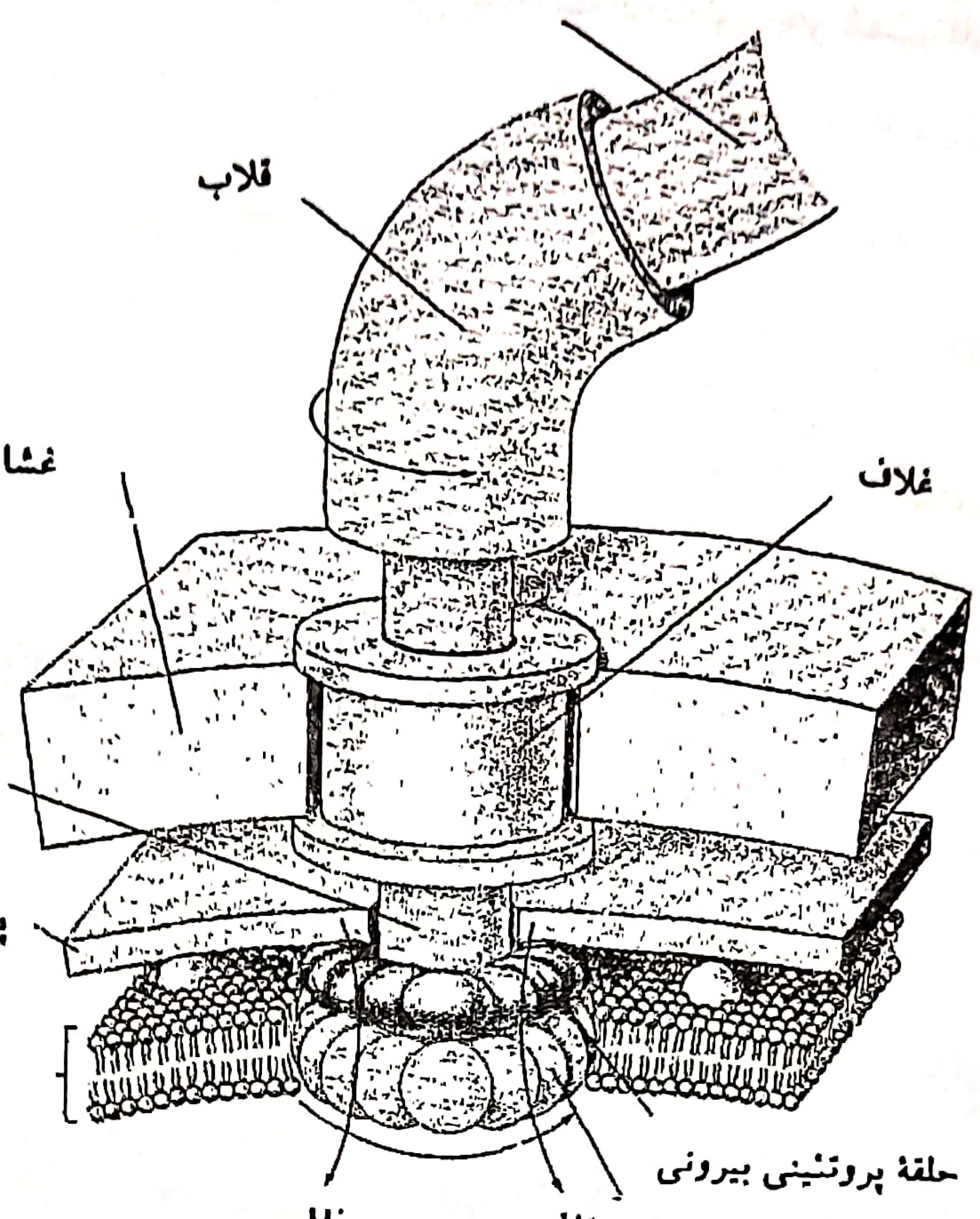


شکل ۵-۱۲. باکتری‌ها با چرخاندن تاژک‌های خود شنا می‌کنند. تصویر بالا ویبریوکولره (Vibrio cholerae) را نشان می‌دهد که باکتری مولد بیماری خطرناک وباست. محور بدون غلاف آن عکس از بلور پروتئینی منفردی به‌نام فلاژلین تشکیل شده است. در تاژک دست نخورده، این محور به‌وسیله‌ی غلاف قابل ارتجاعی محصور شده است. تصور کنید که در درون‌یاخته‌ی وبا ایستاده‌ایم و تاژک را مانند یک میل‌لنگ (میله‌ی کج) می‌چرخانیم، در اثر این عمل موج مارپیچی تولید می‌شود که به طرف پایین تاژک می‌رود، مثل اینکه سیمی را در لوله‌ی قابل ارتجاع می‌چرخانیم. باکتری هنگامی که شنا می‌کند از این نوع حرکت چرخشی برخوردار است. تعداد کمی از موجودات دیگر، حرکت چرخشی حقیقی دارند.



شکل ۵-۱۳. ساختار تاژک باکتری گرم مثبت. پروتئین سازنده‌ی تاژک، فلاژلین نام دارد. این پروتئین به قلاب خمیده‌ای می‌پیوندد که از درون آن میله‌ای عبور می‌کند و نهایتاً به دیواره‌ی یاخته متصل می‌شود. حلقه‌ی پروتئینی درونی، شبیه به بلبرینگ پروتئین بیرونی است که به سطح درونی غلافی که میله‌ای از آن بیرون آمده ثابت شده است. هنگامی که حلقه‌ی پروتئینی درونی متصل به میله می‌چرخد، با در نظر گرفتن اینکه حلقه‌ی بیرونی ثابت باقی می‌ماند، میله را به حرکت درمی‌آورد. این حلقه‌ی بیرونی نمی‌تواند حرکت کند، چون غلافی که به آن متصل گردیده محکم به دیواره‌ی سخت یاخته‌ای قلاب شده است.

چون همه‌ی باکتری‌ها در اصل دستگاه مشابه تاژکی دارند، چنین فرض شده است که ساختار این دستگاه هنگام دوره‌ی تکاملی گروه، زیاد تغییر نکرده است. با این حال، تفاوت‌هایی وجود دارند. در میان باکتری‌های گرم منفی، تاژک غلاف دومی دارد که از آن میله‌ی تاژکی از غشای بیرونی می‌گذرد (شکل ۵-۱۴). به‌علاوه، محل استقرار تاژک در گروه‌های مختلف باکتری‌ها متفاوت است. بعضی از باکتری‌های گرم منفی، مانند اشریشیاکولی معمولی، چهار تا هشت محل مختلف برای اتصال تاژک دارند که در سطح باکتری پراکنده‌اند. برعکس، بیشتر باکتری‌های گرم مثبت یک دسته تاژک دارند که مانند خوشه‌ای در انتهای بدن آنها قرار دارد.

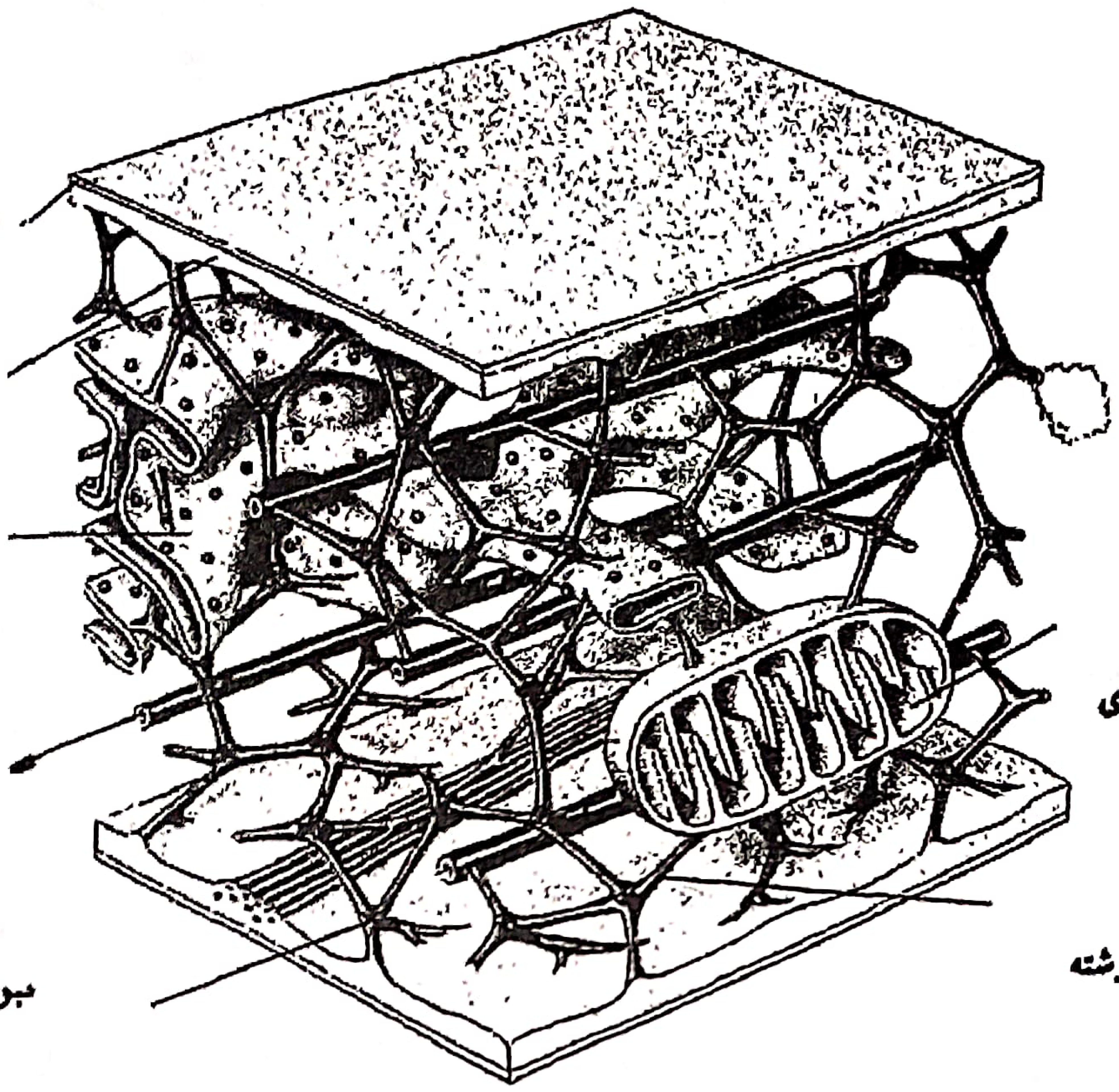


شکل ۵-۱۴. ساختار تاژک باکتری گرم منفی. رشته پس از عبور از غلافی در غشای بیرونی و سوراخی در پپتید و گلیکان نازکی که در دیواره‌ی یاخته‌ای وجود دارد به حلقه‌ی پروتئینی درونی متصل می‌شود. همانند مورد باکتری‌های گرم مثبت، این حلقه نسبت به حلقه‌ی بیرونی (که به سطح درونی پپتید و گلیکان دیواره متصل است) متحرک است. یاخته‌ی یون‌های هیدروژن را به بیرون از خود تلمبه می‌زند و تراکم یون‌ها در محیط خارج باعث ورود مجدد آنها از منافذی در غشا می‌شود که اجازه‌ی عبور به آنها داده می‌شود. حلقه‌ی درونی چنین محلی است و همچنان‌که به یون‌های هیدروژن اجازه‌ی برگشت به یاخته را می‌دهد، عبور آنها سبب چرخش این حلقه نسبت به حلقه‌ی بیرونی می‌شود و میله‌ی تاژکی را می‌چرخاند.

۲. حرکت در یوکاریوت‌ها

یک یاخته‌ی یوکاریوت به‌وسیله‌ی انقباض شبکه‌ی متشکل از رشته‌های فرورد که در سیتوپلاسم یاخته حرکت می‌کند. این شبکه را اغلب اسکلت یاخته‌ای گویند که از ریزلوله‌ها و ریزرشته‌های بسیار ظریف تشکیل شده است. ریزلوله‌ها،ریزرشته‌ها و رشته‌های دیگر با اندازه‌ی متوسط، در یک اسکلت یاخته (شکل ۵-۱۵) با هم ارتباط دارند. رشته‌ها و لوله‌های این شبکه با یکدیگر واکنش دارند و همه‌ی حرکات یوکاریوت‌ها براساس این واکنش‌هاست. در دنباله‌ی مطلب ابتدا به بررسی چگونگی

حرکت یوکاریوت‌ها به کمک ریزلوله‌ها و سپس به مطالعه‌ی حرکت آنها از طریق ریزرشته‌ها می‌پردازیم.



شکل ۵-۱۵. شبکه‌ی میکروترابکولی. در این طرح که مربوط به برش عرضی یک یاخته‌ی یوکاریوت است؛ میتوکندری‌ها، ریبوزوم‌ها و شبکه‌ی آندوپلاسمی همگی به‌وسیله‌ی شبکه‌ی ظریفی از رشته‌ها نگاهداری می‌شوند، از میان این رشته‌ها، ریزلوله‌ها عبور کرده و نواحی مختلف یاخته را به هم متصل می‌کنند.

الف) حرکت از طریق ریزلوله‌ها

در یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص، ریزلوله‌ها، علاوه بر نقش ساختاری، نقش حرکتی نیز دارند. این یاخته‌ها که انرژی آزاد شده از ATP را مورد استفاده قرار می‌دهند، مکانیسم‌هایی را به‌وجود می‌آورند که سبب عبور یک ریزلوله از مقابل ریزلوله‌ی دیگر می‌شوند. این حرکت ریزلوله‌ای، انتهای ریزلوله‌های لغزنده را با آنچه به آنها متصل است، با یکدیگر یا جدا از هم می‌کشد، درست مانند سرخوردن دو انگشت سبابه‌ی ما روی یکدیگر به‌صورت مارپیچ که آرنج‌های ما را با یکدیگر یا جدا از هم می‌کشد.

بررسی دقیق تشکیلات ریزلوله‌ها چگونگی حرکت یاخته را آشکار می‌کند. حرکت یاخته بستگی به ریزلوله‌های زوج دارد که در کنار هم قرار گرفته‌اند. هر جفت

ریزلوله به‌وسیله‌ی مولکول‌های پروتئینی به‌نام «دینئین»[1] از عرض به یکدیگر متصل شده‌اند. در میکروگراف‌های الکترونی، پیوندهای عرضی دینئین به‌صورت زواید یا بازوهای بیرون آمده از یک ریزلوله به طرف ریزلوله‌ی دیگر ظاهر می‌شوند. گهگاه، دو ریزلوله به‌وسیله‌ی پیوندهای قابل ارتجاع پروتئینی به‌نام پیوندهای نگزین[2] نیز به هم متصل می‌گردند. برای دانستن چگونگی اتصال دو مولکول، آزمایش ساده‌ای را انجام می‌دهیم. اگر یک آنزیم گوارشی را برای انتقال پیوندهای موقتی نگزین از ریزلوله‌های زوج آماده شده به‌کار ببریم، و سپس به آن ATP بیفزاییم، نتیجه‌ی قابل ملاحظه‌ای به‌دست می‌آید: دو ریزلوله در طول یکدیگر و دور از هم حرکت می‌کنند. پیوندهای عرضی دینئین در طول ریزلوله‌ها حرکت می‌کنند.

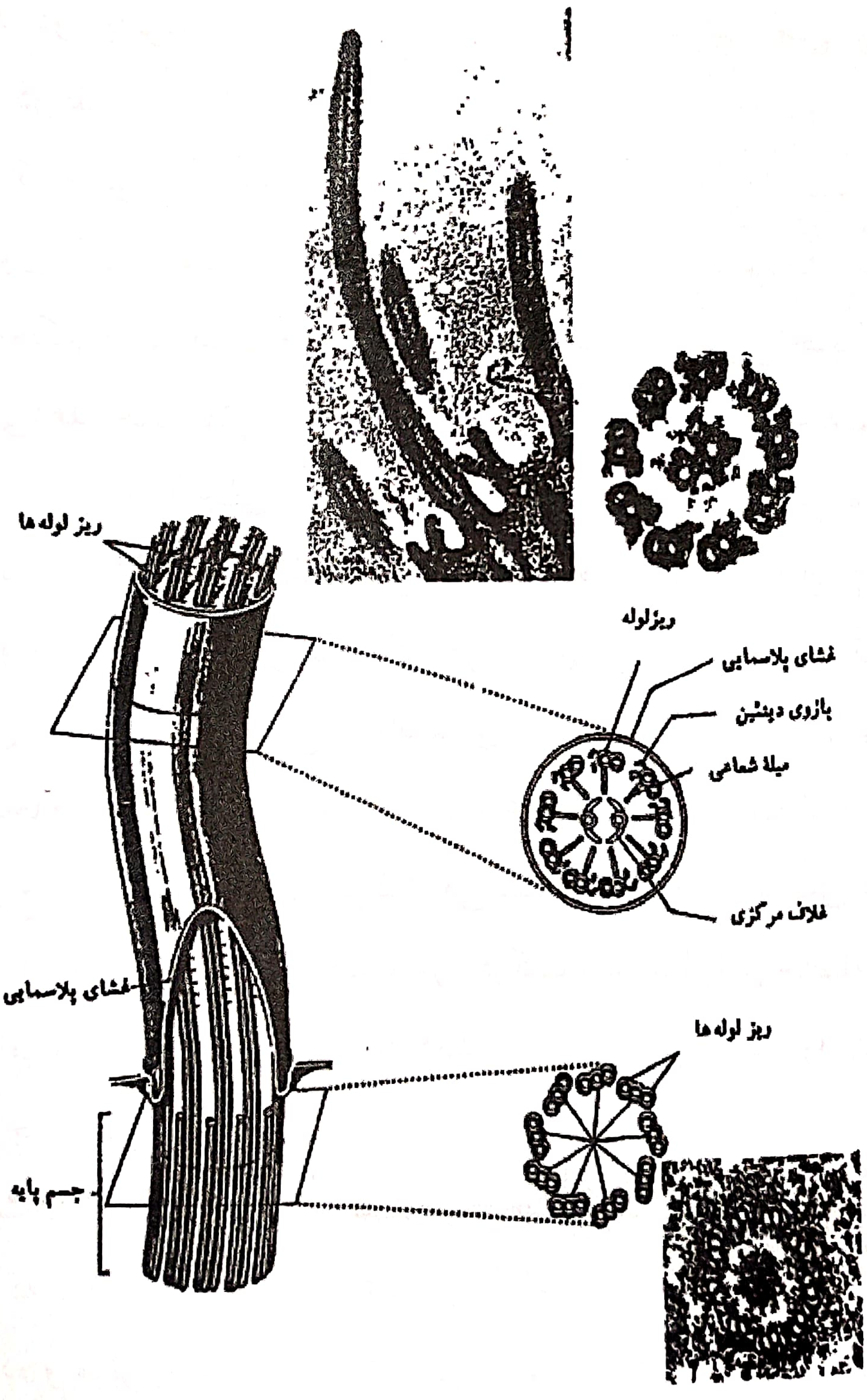
برای درک چگونگی کار این سیستم، یک ردیف از دختران دبستانی را در نظر بگیرید که پهلوی یک ردیف پسران دبستانی ایستاده‌اند. هر دختر، دختر جلویی خود را با یک دست محکم گرفته است و دست دیگرش را به پسر پهلویی خود که در ردیف پسران است می‌دهد. حالا تصور کنید که هر پسر دست دختری را که هم‌ردیف خود ایستاده است رها کند و به جای آن دست دختر جلویی را بگیرد. سپس پسران به جلو قدم بگذارند، بنابراین، آنها هم‌ردیف فعلی خود قرار می‌گیرند. نتیجه این می‌شود که دو ردیف پسران و دختران، از جلوی یکدیگر حرکت می‌کنند. با هر موج انتقال دست، باید حرکت بیشتری صورت گیرد. وقتی از فاصله‌ای به این منظره نگاه کنیم، به نظر می‌رسد که دو ردیف بچه‌های دبستانی از جلوی هم عبور می‌کنند. به این طریق اجزاء ریزلوله‌های زوج نسبت به یکدیگر حرکت می‌کنند. ریزلوله‌ها به‌وسیله‌ی عبور در طول حرکت دینئین، از جلو هم عبور می‌کنند، هر حرکت دست، انرژی حاصله از شکافتگی ATP را به‌کار می‌برد تا پیوند عرضی بین دینئین و ریزلوله‌ی قدیمی را بشکند و ترکیب جدیدی را به‌وجود آورد.

در گذشته‌های دور، یاخته‌های یوکاریوتی از مکانیسمی برای جلو راندن یاخته استفاده کردند که به‌صورت لغزیدن و عبور ریزلوله‌ها از برابر یکدیگر بود. این مکانیسم به اندازه‌ای ساده و مؤثر بوده که عملاً در طی تاریخ تکامل بعدی یوکاریوت‌ها تقریباً بدون تغییر باقی مانده است. مکانیسم به جلو راندن یاخته براساس نوع واحدی کابل

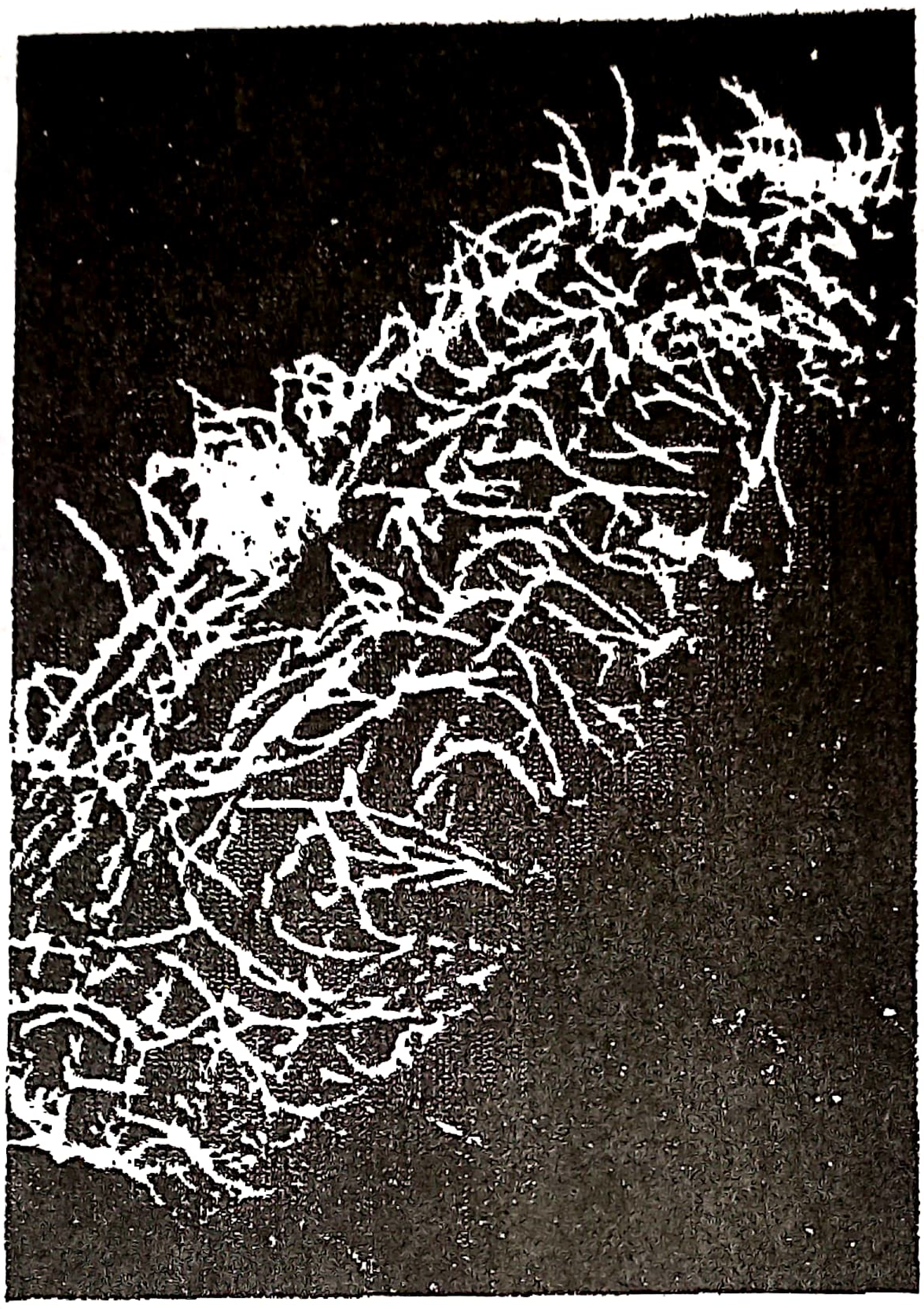
---

1. dynein
2. nexin

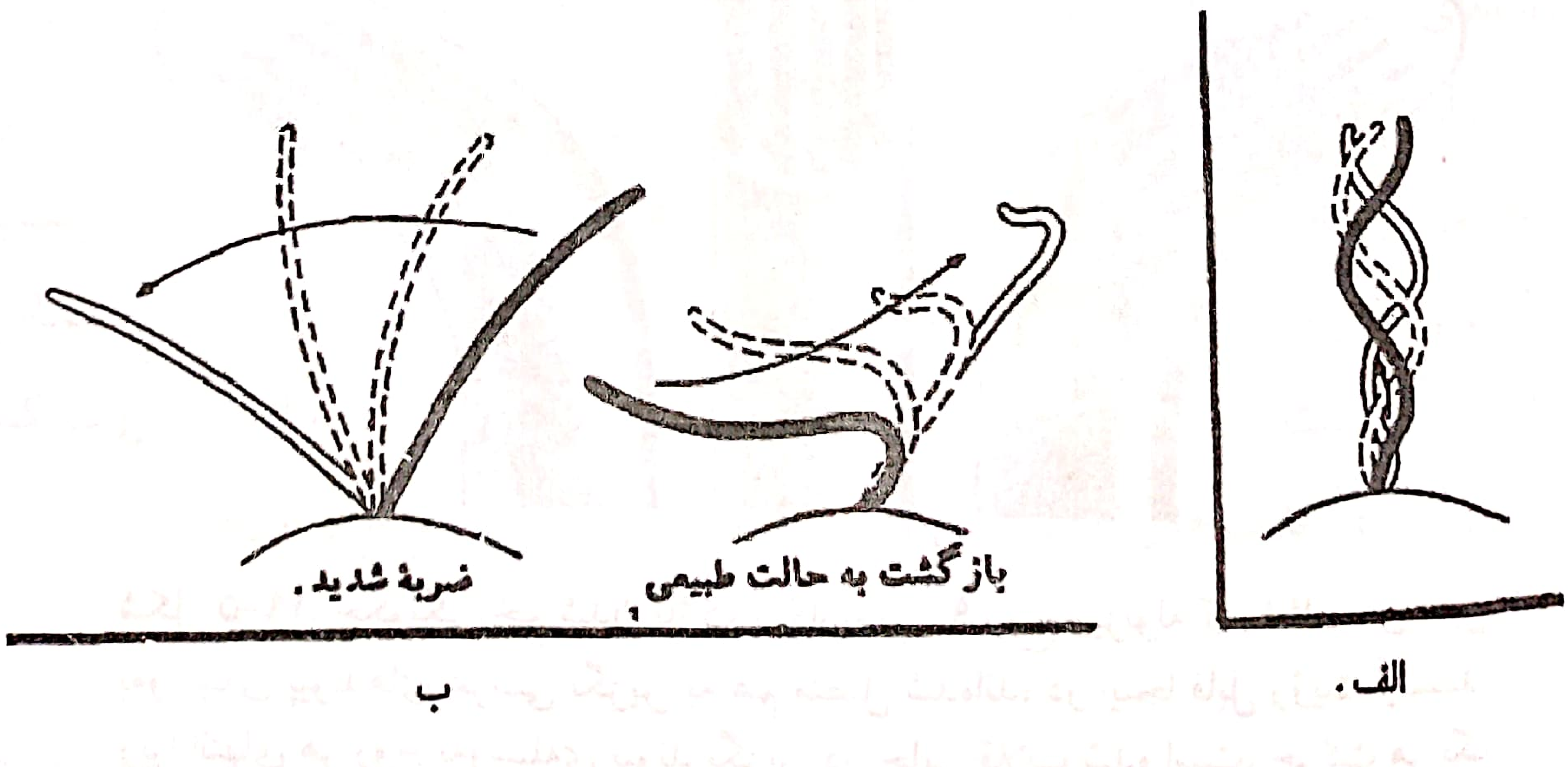
ریزلوله‌ای به‌نام ۲ + ۹ تاژک صورت می‌گیرد (شکل ۵ـ۱۶). تاژک از ۹ زوج ریزلوله تشکیل شده است که دو لوله‌ی مرکزی را به‌صورت حلقه‌ای احاطه کرده‌اند. این سیستم ریزلوله‌ای کاملاً متفاوت با تاژک‌های باکتریایی، خیلی زود در تاریخ یوکاریوت‌ها ظاهر شد. اگرچه یاخته‌های بسیاری از یوکاریوت‌های پر یاخته‌ای امروزی ۲ + ۹ تاژک را نشان نمی‌دهند و غیرمتحرک‌اند، اما ترتیب ۲ + ۹ ریزلوله هنوز بین آنها دیده می‌شود و از این سیستم استفاده‌های دیگری به عمل می‌آورند. ۲ + ۹ تاژک، همانند میتوکندری‌ها، از ویژگی اساسی یوکاریوت‌ها به‌شمار می‌رود.



شکل ۵-۱۶. یک تاژک یوکاریوتی مستقیماً از جسم پایه منشأ می‌گیرد. این تاژک از ۹ ریزلوله‌ی زوج تشکیل شده است که دو ریزلوله‌ی مرکزی را احاطه کرده‌اند. دو لوله‌ی مرکزی به‌وسیله‌ی پیوندهای دینئین به ۹ لوله‌ی بیرونی متصل شده‌اند.



شکل ۵-۱۷. سطح بیرونی بسیاری از آغازیان با مژک‌های متراکم یا تاژک‌های کوتاه فروان پوشیده شده است. در این شکل، یکی از آغازیان به‌نام تتراهیمنا (Tetrahymena) دیده می‌شود. در انتهای باریکتر بخش بالایی آن دهان مشخصی وجود دارد که با ریزلوله‌ها آستردار شد است.

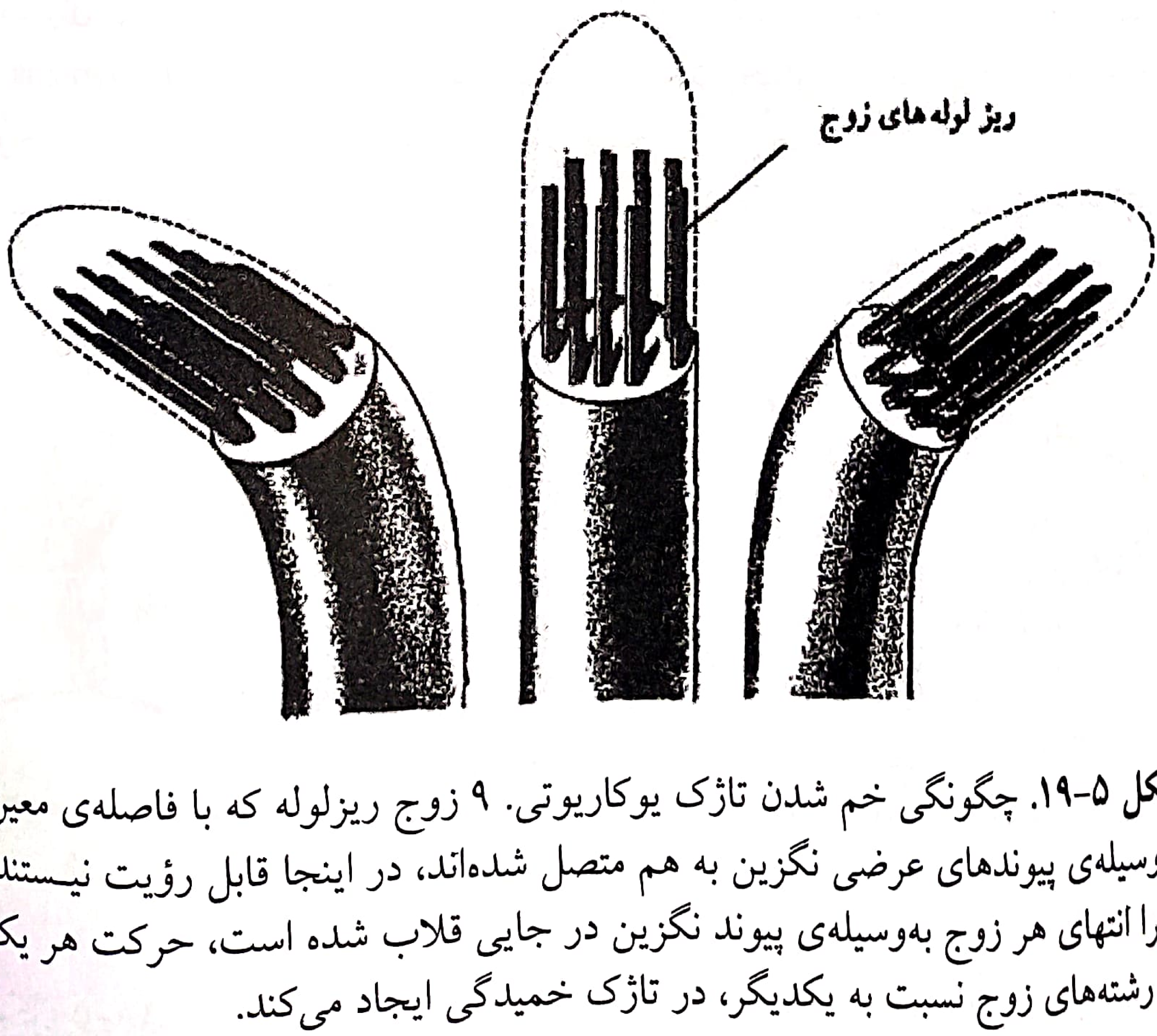


شکل ۵-۱۸. حرکت تاژک یا مژک یوکاریوت: الف) همانند تاژک باکتریایی چرخشی نیست، ب) بلکه مانند تازیانه‌ای است با حرکت شلاقی به عقب به جلو.

مشاهده‌ی تاژک‌های یوکاریوتی دشوار نیست. اگر یوکاریوت تک‌یاخته‌ای متحرکی را در زیر میکروسکوپ بررسی کنید، فوراً تاژک‌های خارج شده از سطح یاخته نظر شما را جلب می‌کند (شکل ۵-۱۷). ضربه‌های پیوسته‌ی این تاژک‌ها سبب جلوراندن یاخته در محیط می‌شود (شکل ۵-۱۸). اگر تاژک به دقت بررسی گردد، معلوم می‌شود که هر یک زایده‌ای از سطح درونی یاخته به طرف خارج است. هر تاژک دارای سیتوپلاسم و غشای یاخته‌ای است. چون تاژک دارای سیتوپلاسم یاخته‌ای است، هر زایده‌ی منفرد تاژکی را اکسونم[1] گویند. پیشنهاد اصطلاح اکسونم به علت دنباله‌های دراز سیتوپلاسمی یاخته‌های عصبی است که اکسون نامیده می‌شود.

اساساً اکسونم دنباله‌ی یاخته است که به طرف خارج کشیده شده است هر اکسونم محتوی ریزلوله‌هاست. این ریزلوله‌ها از جسم پایه‌ای منشأ گرفته‌اند و در زیر نقطه‌ای قرار دارند که اکسونم از سطح غشای یاخته خارج شده است.

یوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای بر اثر یک‌سری حرکات موجی در طول اکسونم، شنا می‌کنند (شکل ۵-۱۹). خمیدگی‌های اکسونم، موجی را به‌وجود می‌آورد که به طرف پایین تاژک اکسونمی منتشر می‌شود. حرکت شلاقی سبب جلو راندن یاخته در آب می‌شود. ادامه‌ی شنا نیاز به وارد شدن ATP به اکسونم دارد، اما نیازی به میانجی‌گری



شکل ۵-۱۹. چگونگی خم شدن تاژک یوکاریوتی. ۹ زوج ریزلوله که با فاصله‌ی معین به‌وسیله‌ی پیوندهای عرضی نگزین به هم متصل شده‌اند، در اینجا قابل رؤیت نیستند. زیرا انتهای هر زوج به‌وسیله‌ی پیوند نگزین در جایی قلاب شده است، حرکت هر یک از رشته‌های زوج نسبت به یکدیگر، در تاژک خمیدگی ایجاد می‌کند.

1. axoneme

فعال جسم پایه نیست. برخلاف تاژک باکتریایی که اگر به موتورهای فرو رفته در غشای آنها صدمه‌ای وارد شود نیروی جنبشی را از دست می‌دهند، اکسونم یوکاریوتی که به‌وسیله‌ی پرتوهای لیزر از یاخته قطع شده است تا هنگامی که ATP از محیط دریافت می‌کند به شنا ادامه می‌دهد.

یاخته‌های گوناگون یوکاریوت به‌وسیله‌ی تعداد متفاوتی اکسونم، خود را به جلو می‌رانند. به‌عنوان مثال، بعضی از اسپرم‌ها فقط یک اکسونم دارند که ممکن است خیلی دراز باشد. یاخته‌های دیگر ممکن است دسته‌های متراکمی از اکسونم داشته باشند که در این صورت معمولاً به‌صورت ردیف‌هایی یا حلقه‌هایی منظم می‌شوند. به‌طور قراردادی، اکسونم‌های منفرد دراز را معمولاً تاژک و اکسونم‌های کوتاه‌تر و فراوان‌تر را مژک می‌نامند.

ترتیب ۲ + ۹ ریزلوله، تقریباً در میان یوکاریوت‌ها عمومیت دارد. در یوکاریوت‌هایی که تاژک دارند، حرکت تاژکی به‌وسیله‌ی حرکت ریزلوله‌های زوج که از جلو هم عبور می‌کنند صورت می‌گیرد. از آنجا که انتهای این ریزلوله‌ها قلاب شده‌اند، حرکت آنها موجی را به‌وجود می‌آورد که به طرف پایین تاژک امتداد می‌یابد.

در بسیاری از موجودات پریاخته‌ای، مژک‌ها نقش‌هایی را متفاوت با نقش اصلی که راندن یاخته‌ها در آب است، ایفا می‌کنند (شکل ۵-۲۰). به‌عنوان مثال، در چند نوع بافت انسانی، در اثر زنش (ضربان) مژک‌ها، آب در سطح بافت جریان می‌یابد. بسیاری‌از گیرنده‌های حسی مهره‌داران به‌طور جالب توجهی از مژک‌ها به‌وجود آمده‌اند. ترتیب ۲+۹ ریزلوله در کرک‌های حسی بخش حلزونی گوش انسان وجود دارد. خمیدگی این کرک‌ها در اثر فشار، سبب شنیدن نخستین دریافتی‌های حسی می‌شود. همان ترتیب ۲+۹ ریزلوله در رشته‌های بویایی بافت مخاطی بینی هم وجود دارد و با احساس بوییدن همراه است. این ترتیب در حس بینایی نیز مشاهده می‌شود، به این صورت که این ریزلوله‌ها در یاخته‌های استوانه‌ای و مخروطی شبکیه‌ی چشم قرار دارند.



شکل ۵-۲۰. این یاخته‌های پوششی که مژه‌های بسیار فراوان دارند، سقف دهان قورباغه را می‌پوشانند. در این شکل خالی شدن غده‌ی برون‌ریز به درون حفره‌ی دهانی دیده می‌شود. مژه‌هایی که در دهان وجود دارند، مواد غذایی را به‌دستگاه گوارش هدایت می‌کنند.

خودآزمایی ۵-۲

۱. روندهایی را که سبب حرکت یاخته‌ای می‌شوند نام ببرید.

۲. ساختار و نقش کلی ریزلوله‌ها را شرح دهید.

۳. چگونه کلشیسین حرکت کروموزوم‌ها را هنگام تقسیم یاخته‌ای یوکاریوت‌ها متوقف می‌سازد؟

۴. چگونه باکتری به طرف جلو حرکت می‌کند؟

۵. چه عاملی سبب غلتیدن باکتری می‌شود؟
۶. اکسونم چیست؟ چه ساختاری دارد و از کجا منشأ می‌گیرد؟
۷. حرکت یوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای بر اثر چه مکانیسمی صورت می‌گیرد؟
۸. اکسونم‌های «منفرد و دراز» و «کوتاه و فروان» را چه می‌نامند؟

ب) حرکت از طریق ریزرشته‌ها

موجودات تک‌یاخته‌ای تنها موجوداتی نیستند که به اطراف حرکت می‌کنند، همچنین تاژک‌ها نیز تنها وسیله‌ی حرکتی نیستند. اگر یاخته‌های فیبری جانوری را با استفاده از آنزیم حل‌کننده‌ی پروتئینی بین آنها از هم جدا کنید و سپس یاخته‌های منفرد را در ظرف محیط کشت قرار دهید، ملاحظه خواهید کرد که یاخته‌ها در ظرف شروع به حرکت می‌کنند. چنین به نظر می‌رسد که یاخته‌ها برای حرکت به اطراف، لبه‌های کناری خود را بلند می‌کنند. حرکت این یاخته‌ها با حرکت آهسته‌ی چین‌های حاشیه‌ی دامن مقایسه شده‌اند. اگر مانند کارآگاهان در سطح محیط کشت گردی بپاشید تا ببینید که ردپایی پیدا می‌کنید یا نه و بدین منظور از ذرات طلا استفاده کنید، خواهید دید که این ذرات به‌وسیله‌ی یاخته‌هایی که با آنها تماس پیدا می‌کنند جذب می‌شوند، و به این‌ترتیب خط سیر یاخته‌های در حال حرکت به آسانی دیده می‌شود (شکل ۵-۲۱).

حرکات یاخته‌های منفرد، نقش‌های اساسی و مهمی‌را در رشد و نمو جانوران ایفا می‌کنند. زندگی جانوران به‌طور وسیعی، به توانایی انواع یاخته‌ها: مثلاً یاخته‌هایی که به‌سختی در اطراف یکدیگر حرکت می‌کنند، یاخته‌هایی که با یکدیگر جمع می‌شوند، و یاخته‌هایی که به‌طور اجتماعی از یک ناحیه‌ی بدن موجود در حال رشد به محل دیگر مهاجرت می‌کنند بستگی دارد. به‌عنوان مثال، در بدن ما یاخته‌های سفید خون از رگ‌ها به نواحی مجروح مهاجرت می‌کنند. یعنی جایی که میکروارگانیسم‌های مهاجم را دربر می‌گیرند.

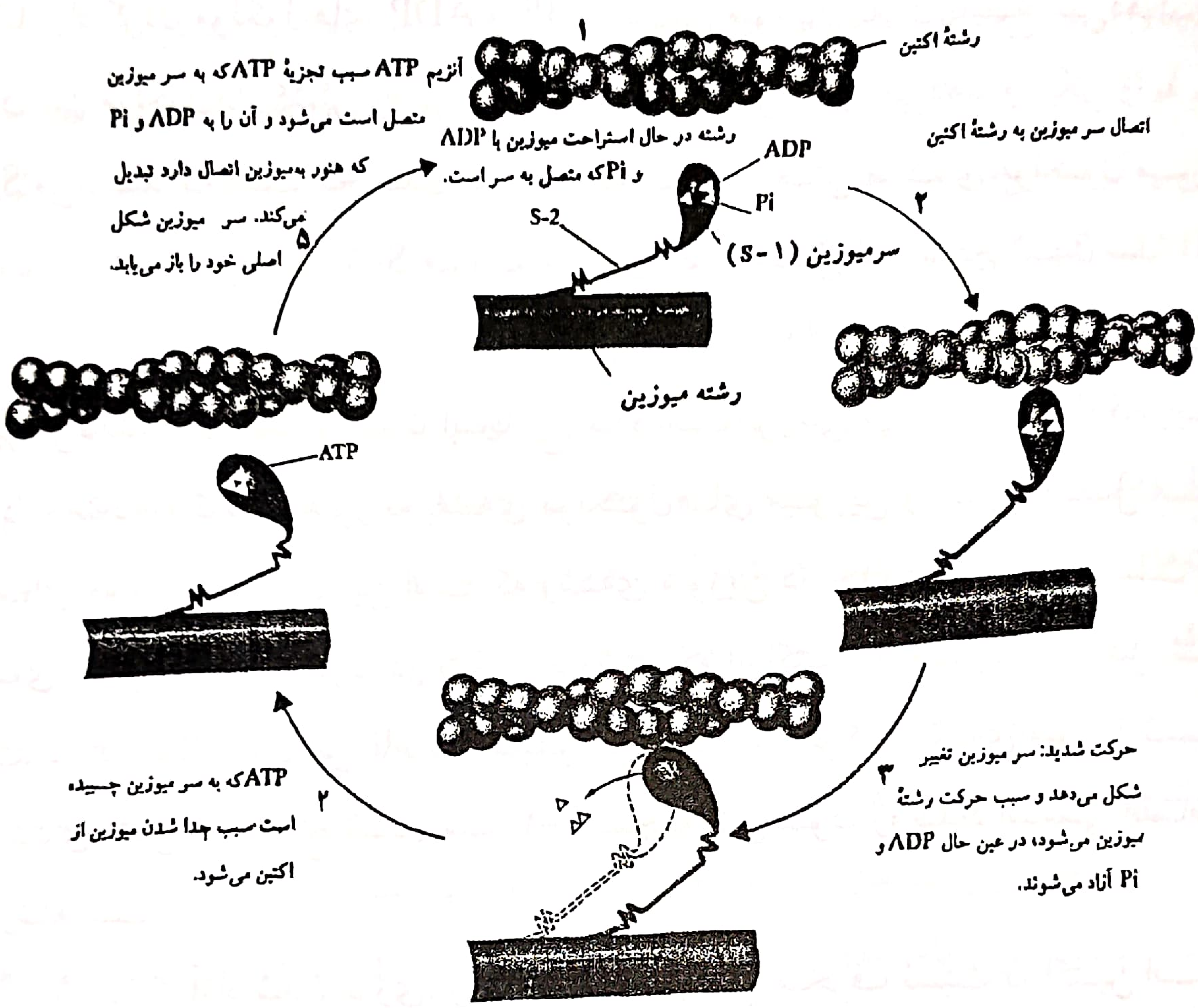
بیشتر یاخته‌های متحرک جانوران فاقد تاژک‌اند (به استثنای اسپرماتوزوئید) و آزادانه در مایع شنا نمی‌کنند. در عوض به‌سختی روی یکدیگر می‌خزند. این یاخته‌ها به‌وسیله‌ی انبساط و انقباض بخش‌هایی از سطح بدن خود حرکت می‌کنند. درست مانند



شکل ۵-۲۱. هنگامی که یک یاخته‌ی بافت پوششی انسان در محیط کشت رشد می‌کند، در یک جا نمی‌ایستد، بلکه آهسته در سطح محیط کشت حرکت می‌کند. این حرکت را می‌توان به کمک دوربینی که با سرعت کم فیلم‌برداری می‌کند مشاهده کرد. در این آزمایش، ذراتی از طلای کلوئیدی در سطح محیط کشت پاشیده شده است که به‌وسیله‌ی یاخته‌هایی که با این قطعات برخورد می‌کنند جذب می‌شوند. می‌توان مسیر نامنظمی را در سطح محیط کشت مشاهده کرد. این مسیر در اثر جذب ذرات طلا به‌وسیله‌ی یاخته‌هایی که مانند جاروی‌برقی عمل می‌کنند ایجاد می‌شود.

کسی که در کیسه‌ی خواب زندانی شده باشد و برای نجات خود تقلا کند. این توانایی تغییر ارتباط سطحی، نوعی مکانیسم مرکزی است که در اثر حرکت یاخته‌های منفرد در جانوران پریاخته‌ای صورت می‌گیرد. چنان‌که انتظار می‌رود، این حالت در اثر تغییر دینامیکی اسکلت یاخته‌ای به‌وجود می‌آید. در این حالت، عناصر اساسی ریزلوله‌ها نیستند، بلکه نسبتاً ریزرشته‌هایی هستند که ۶ نانومتر ضخامت دارند. انقباض ریزرشته‌ها به طریقی صورت می‌گیرد که یادآور انقباض ریزلوله‌هاست. در هر انقباض ریزرشته، رشته‌ی میوزین از رشته‌های اکتین عبور می‌کند. جهت این کار از پیوندهای عرضی

ایجاد شده به‌وسیله‌ی حرکت سرهای S-۱ در طول اکتین استفاده می‌شود. این روند به‌خوبی قابل درک است، چون همان روندی است که در ابعاد وسیع‌تری در ماهیچه‌ی مهره‌داران رخ می‌دهد. انقباض در پنج مرحله صورت می‌گیرد (شکل ۵-۲۲):



شکل ۵-۲۲. مکانیسم حرکت ریزرشته هنگام انقباض ماهیچه

۱. هنگامی که ریزلوله در حال استراحت است، سرهای S-۱ میوزین با اکتین تماس برقرار نمی‌کنند. در عرض دورتادور رشته‌ی میوزین می‌پیچند. همچنین ADP و Pi که از تجزیه‌ی ATP به‌وجود می‌آیند به رشته‌ی میوزین متصل می‌شوند.

۲. هنگامی که ریزرشته تحریک به انقباض می‌شود، سرهای S-۱ میوزین از رشته‌ی میوزین بیرون می‌آیند، و در طول بخش مرکزی مولکول‌های منفرد میوزین کشیده می‌شوند. سرهای S-۱ با رشته‌ی اکتین تماس برقرار کرده و آرایش عمودی با آن حاصل می‌کنند. هر سر S-۱ به‌طور راست، به رشته‌ی اکتین می‌چسبد.

۳. حال اگر میکروسکوپ را روی آرایش عمودی سر S-۱ و رشته‌ی اکتین میزان

در حال تغییر است، و در اثر این تغییر ریزرشته کنیم، خواهیم دید که این آرایش S-1 مولکول میوزین با اکتین، انتهای دیگر میوزین منقبض می‌شود. بعد از تماس انتهای این امر به دلیل انتقال کشش به انتهای مولکول باشد، این تماس را حس می‌کند، شاید از رشته‌ی میوزین، به آن پاسخ می‌دهد. آزاد لذا با آزاد کردن مولکول‌های ADP و Pi در طول مولکول میوزین تغییر می‌دهد و پیکی را به سر شدن این مولکول‌ها، کشش را به طرف بخش مرکزی مولکول میوزین S-1 می‌فرستد که سبب کج شدن سر S-1 هنوز به رشته‌ی اکتین متصل است. کج شدن سر S-1، می‌شود. با این وجود، سر S-1 را از ۹۰ درجه (عمودی) به ۴۵ درجه آن را از اکتین دور نمی‌کند، بلکه زاویه‌ی بین آنها تا اینجا رخ داده است بررسی می‌کنیم: سر S-1 آرایش تغییر می‌دهد، حال آنچه را که به بقیه‌ی مولکول‌های میوزین و اکتین متصل است. خود را منحرف کرده و هنوز است که رشته‌ی میوزین در حدود ۷/۵ نانومتر نسبت به پدیده‌ای که رخ داده است این شود. در نتیجه ریزرشته، که از اکتین و میوزین تشکیل شده رشته‌ی اکتین کشیده می‌شود. این حرکت رشته‌ی میوزین نسبت است، در اثر کوتاه شدن این فاصله، منقبض می‌شود، رویداد اساسی انقباض به رشته‌ی اکتین، که از کج شدن سر S-1 نتیجه می‌شود، ریزرشته است.

۴. پس از آزاد شدن انرژی، S-1 دارای آرایش منحرف نسبت به اکتین است. این امر سبب می‌شود که مولکول ATP به میوزین بچسبد و باعث جابه‌جایی سر S-1 گردد. سر S-1، دیگر به اکتین متصل نیست و شکل عمودی خود را به‌دست می‌آورد.

۵. سَرِ S-1، مانند آنزیم شکافنده‌ی ATP عمل می‌کند و موجب تجزیه‌ی ATP به ADP + Pi + انرژی می‌شود.

بنابراین، در انتهای چرخه‌ی انقباض، هر چیزی همانند مرحله‌ی آغاز آن است. به‌جز اینکه ریزرشته به اندازه‌ی ۷۵ نانومتر منقبض گردیده و یک مولکول ATP تجزیه شده است. با تکرار زمان، مجدداً این چرخه به تغییرات بزرگی در طول ریزرشته می‌انجامد.

چگونه انقباض ریزرشته سبب حرکت یاخته می‌شود؟ در اینجا بررسی مجدد دانسته‌های ما از ریزلوله‌ها مفید به نظر می‌رسد. به یاد آورید هنگامی که مولکول‌های ATP در اختیار ریزلوله‌های ۲ + ۹ تشکیلات تاژکی قرار گرفتند چه پدیده‌ای رخ داد، ریزلوله‌ها فوراً از یکدیگر جدا شده و به‌سادگی از هم دور گردیدند مگر اینکه به نگزین

سختی قلاب شده بودند. ریزرشته‌ها با قلاب کردن یکی از رشته‌ها موجب حرکت آنها به همان ترتیب می‌شوند. در این حالت، انتهای اکتین است که به پروتئین آلفا ـ اکتینین قلاب می‌شود (شکل ۵-۲۱). آلفا ـ اکتین به‌طور وسیعی در سطوح درونی غشاهای پلاسمایی یاخته‌های یوکاریوت توزیع شده است. چون اکتین نسبت به آلفا ـ اکتینین متصل به آن، برای حرکت کردن آزاد نیست، لذا نواحی بین قلاب‌های آلفا ـ اکتینین، در اثر انقباضات ریزرشته کوتاه می‌شوند. چون ممکن است ریزرشته از هر دو سر به غشا متصل باشد، کوتاه شدن کلی آن باعث حرکت غشاهایی می‌شود که ریزرشته به آنها متصل شده است.

انقباض ماهیچه‌های مهره‌داران و بسیاری از انواع دیگر حرکت یاخته در یوکاریوت‌ها، نتیجه‌ای از حرکات ریزرشته‌ها در یاخته‌هاست. ریزرشته‌ها متشکل از رشته‌های دراز و موازی اکتین هستند که با میوزین پیوندهای عرضی برقرار کرده‌اند. حرکت آنها به علت تغییر ساختاری میوزین در اثر خارج شدن ATP است.

برعکس یاخته‌های پروکاریوت، همه‌ی یاخته‌های یوکاریوت محتوی هر دو نوع پروتئین اکتین و میوزین هستند. احتمالاً این پروتئین‌ها در اجداد مشترک یوکاریوت‌ها به‌وجود آمدند. در یاخته‌های یوکاریوت، اکتین پروتئینی است عمومی که در حدود ۱۰٪ پروتئین بیشتر انواع یاخته‌های یوکاریوت را تشکیل می‌دهد. در همه‌ی یوکاریوت‌ها، مولکول اکتین همان ترتیب اسیدهای آمینه را دارد. به‌عنوان مثال، مولکول‌های پروتئین در خرگوش و کپک‌ها فقط در ۱۷ اسیدامینه از ۳۷۵ اسیدآمینه تفاوت دارند. شباهت زیاد این پروتئین‌ها در میان یوکاریوت‌ها نشان می‌دهد که ترتیب اسیدهای امینه‌ی مولکول اکتین در دوره‌ی تکامل یوکاریوت‌ها به‌خوبی محفوظ مانده است.

در یاخته‌های یوکاریوت، معمولاً مقدار میوزین بسیار کمتر از اکتین است و ظاهراً در طی تکامل تغییرات حاصل در ترتیب اسیدهای امینه‌ی میوزین بیش از اکتین بوده است. بدین لحاظ در یاخته‌های یوکاریوت تفاوت‌های زیادی در ترتیب اسیدهای امینه‌ی میوزین وجود دارد. شاید این مطلب زیاد شگفت‌آور نباشد، زیرا میوزین شریک فعالی در روند انقباض است. انواع بسیار متفاوتی از مکانیسم‌های انقباضی نیازمند به سرعت و حساسیت متفاوت به‌وجود آمده‌اند. یاخته‌های ماهیچه‌ای بدن ما در هر ثانیه منقبض می‌شوند، درحالی‌که یک یاخته‌ی پوستی که در محیط کشت رشد می‌کند، برای

طی کردن ظرف کشت روزها وقت لازم دارد.

ماهیچه‌ها

هر چند که یاخته‌های بیشتر یوکاریوت‌ها توانایی تغییر شکل به‌وسیله‌ی ریزرشته‌ها را دارند، با این حال بسیاری از جانوران یاخته‌های تخصص‌یافته‌ای را جهت این امر به‌وجود آورده‌اند. این یاخته‌ها، در مقایسه با یوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای، میوزین بیشتری در رشته‌های خود دارند و این رشته‌ها عموماً بسیار ضخیم‌ترند. چنین یاخته‌های اختصاص یافته‌ی جانوری را یاخته‌های ماهیچه‌ای نامند. در جانوران، انقباض این رشته‌ها، سبب حرکت بخش‌های متصل به آن می‌شود. به این طریق، انقباض ریزرشته‌ها در یاخته‌های ماهیچه‌ای که در طول ساق پای اسب مسابقه قرار گرفته‌اند، باعث حرکت پا نسبت به بقیه‌ی بدن اسب می‌شود. یاخته‌های ماهیچه‌ای اسب ساختاری را به‌وجود آورده‌اند که اجازه‌ی انقباض بسیار سریع و قوی را به آنها می‌دهد. یاخته‌های ماهیچه‌ای سایرین دارای نقش‌های متفاوتی هستند که به فعالیتی با شدت کمتر نیاز دارند، مانند انقباضات آرام و مؤزون روده‌ی مهره‌داران. این یاخته‌ها، تشکیلات متفاوتی از ریزرشته‌ها دارند، رشته‌ها نظم کمتری‌یافته و به هم فشرده‌اند.

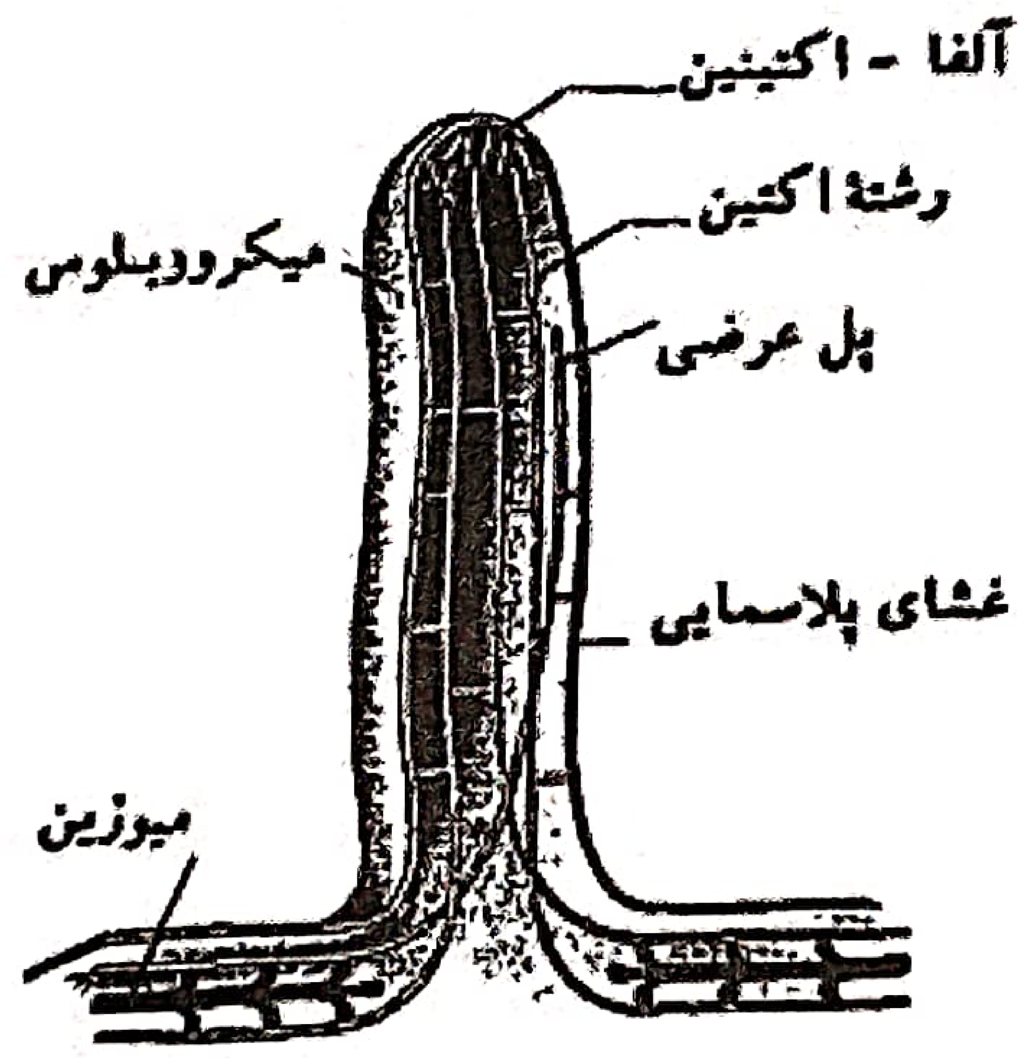
حرکات درون سیتوپلاسم

رشته‌های اکتین ـ میوزین مسئول نوعی حرکت یاخته‌ای بسیار مهم به‌نام جریان سیتوپلاسمی[1] هستند. انقباض ریزرشته‌ها در درون‌یاخته باعث به جلو راندن سیتوپلاسم می‌شود. افزایش بازدارنده‌های اکتین، مانند سیتوکالازین B که مانع اتصال اکتین به غشای یاخته می‌گردد، جریان ستیوپلاسمی را سریعاً کاهش می‌دهد. مکانیسم مسئول به‌وجود آوردن جریان سیتوپلاسمی روشن نیست، اما احتمالاً اتصال ریزرشته‌های انقباضی به غشای پلاسمایی یا شبکه‌ی آندوپلاسمی در این مکانیسم دخالت دارند. جریان سیتوپلاسمی به‌ویژه در یاخته‌های گیاهی مشهود است و در آنها نقش فیزیولوژیکی مهمی دارد. جریان دایمی سیتوپلاسم و عبور آن از واکوئول مرکزی فرصت مناسبی را برای همه‌ی بخش‌هایی سیتوپلاسم فراهم می‌کند تا انتشار مولکول‌ها

1. cytopiasmic streaming

به درون و بیرون این دستگاه که مواد ذخیره‌ای و زاید را در خود جمع کرده است، انجام گیرد.

یاخته‌های جانوری اغلب زایده‌های انگشت مانندی را تولید می‌کنند که «میکروویلی»[1] نام دارند (شکل ۵-۲۳). در میکروویلی یاخته‌های پوششی روده، یک‌دسته رشته‌های اکتین به‌وسیله‌ی آلفا ـ اکتینین به نوک میکروویلوس[2] (جمع آنها را میکروویلی گویند) قلاب شده‌اند. این رشته‌ها از میان میکروویلوس به طرف پایین درون‌یاخته، جایی که با میوزین ترکیب شده و ریزرشته را تشکیل می‌دهد، امتداد می‌یابند. در اثر انقباض ریزرشته‌ی زیر سطح یاخته، میکروویلوس کوتاه می‌شود (زیرا رشته‌های اکتین متصل به نوک آنها به طرف داخل کشیده می‌شوند). چون چنین انقباضی که در پایه‌ی ریزرشته رخ می‌دهد می‌تواند کاملاً سریع باشد، لذا میکروویلوس می‌تواند طول خود را سریعاً تغییر دهد؛ مثلاً به بالا بپرد و به‌سرعت ناپدید شود.



شکل ۵-۲۳. طرح یک میکروویلوس

خودآزمایی ۵-۳

۱. در ریزرشته‌های در حال استراحت، سرهای S-1 میوزین از نظر فیزیکی با اکتین تماس ندارند. این مطلب درست است یا نه؟

۲. یاخته‌ها به علت ترتیب منظم اکتین و میوزین قادر به انقباض‌اند. کدامیک از این دو پروتئین به غشای پلاسمایی قلاب شده‌اند؟

---

1. microvilli
2. microvillus

است؟ سیتوپلاسمی جریان آوردن به‌وجود مسئول مکانیسمی چه .۳

۴. آیا کوتاه شدن میکروویلوس در اثر انقباض ریزرشته‌ها با ریزلوله‌هاست؟

اندامک‌های ریزلوله‌ای

تعدادی از اندامک‌های یاخته‌ای از اجتماع ریزلوله‌ها به‌وجود می‌آیند. بعضی از آنها نظیر آستر[1] (ستاره) یا رشته‌های دوکی اندامک‌های ناپایداری هستند که هنگام تقسیم ظاهر و بعد از پایان آن ناپدید می‌شوند. اندامک‌های دیگر مانند تاژک، مژک، اجسام پایه‌ای و سانتریول‌ها پایدارترند.

سانتریول

سانتریول‌ها و اجسام قاعده‌ای گروهی از ساختارهای یاخته‌ای به‌نام مراکز سازمان‌دهنده‌ی ریزلوله‌ای هستند. این مراکز در تکمیل ریزلوله‌ها دخالت دارند. درحالی‌که اجسام پایه‌ای در قاعده‌ی مژک و تاژک مستقرند، سانتریول‌ها معمولاً به تعداد یک جفت عمود بر یکدیگر در نزدیک هسته دیده می‌شوند. سانتریول معمولاً متشکل است از ۹ گروه سه ریزلوله‌ای که هر گروه از یک ریزلوله‌ی کامل و ۲ ریزلوله‌ی ناقص به شکل حرف C تشکیل‌یافته است. سانتریول‌ها در تولید ریزلوله‌های دوک تقسیم دخالت دارند، اگر چه همه‌ی یاخته‌ها هنگام تقسیم یاخته‌ای سانتریول ندارند. در یاخته‌هایی که سانتریول‌های زوج دارند، هنگام آغاز تقسیم یاخته‌ای سانتریول‌ها از هم جدا شده و در دو قطب مخالف قرار می‌گیرند. در نتیجه، درحالی‌که کروماتین به کروموزوم تبدیل می‌شود و غشای هسته ناپدید می‌گردد، رشته‌های دوک ظاهر می‌گردند و از سانتریول یک قطب به قطب دیگر کشیده می‌شوند (شکل ۵-۲۴). در طی تقسیم یاخته، یک سانتریول جدید عمود بر هر سانتریول قدیمی ظاهر می‌شود و در پایان تقسیم، هر یاخته‌ی دختر دارای یک جفت سانتریول است.

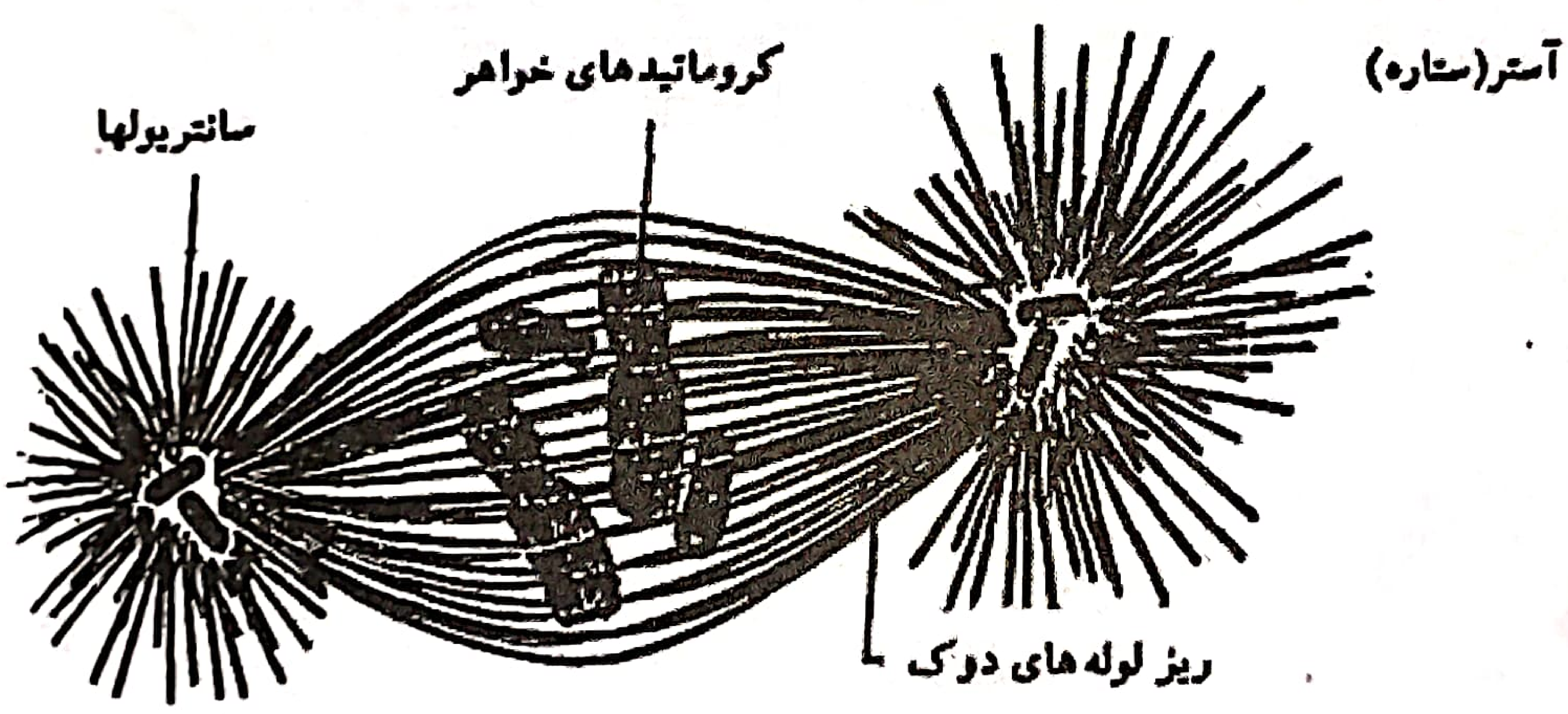
سانتریول‌ها در تشکیل ریزلوله‌های موجود در تاژک‌ها و مژک‌ها نیز نقش دارند. در این حالت آنها را اجسام قاعده‌ای (یا کینتوزوم[2]، یا بلفاروپلاست[1]، یا دانه‌های پایه‌ای[2]

1. aster
2. kinetosomes

و یا ذرات قاعده‌ای[3]) می‌نامند.

ساختار سانتریول

اگر چه همه‌ی یاخته‌ها سانتریول ندارند، ولی ساختار سانتریول در یاخته‌هایی که واجد آن هستند همانند یکدیگر است. بیشتر یاخته‌های جلبک‌ها (غیر از جلبک‌های قرمز)، یاخته‌های خزه‌ها، بعضی از یاخته‌های سرخس‌ها و بیشتر یاخته‌های جانوری سانتریول دارند. اما گیاهان مخروط‌دار و گلدار، جلبک‌های قرمز، و بعضی از پروتوزوآی بدون تاژک یا مژک (مانند آمیب) سانتریول ندارند. مطالعات اخیر در یاخته‌های گیاهی، ساختارهایی همانند سانتریول به‌نام صفحات سانتریولی را نشان داده‌اند. این صفحات در منافذ غشای هسته‌ای یاخته‌های مخمر نیز دیده شده‌اند.



شکل ۵-۲۴. پدیدار شدن سانتریول، آستر و ریزلوله‌های دوک هنگام تقسیم یاخته‌ای

سانتریول‌ها اجسام استوانه‌ای شکل با دو انتهای باز و طول ۲۰۰ تا ۵۰۰ میکرومتر هستند که از ۹ گروه ریزلوله به‌صورت یک حلقه تشکیل شده‌اند. هر گروه متشکل از سه لوله‌ی A ، B و C است که به‌صورت رشته‌های باریک از طرف مرکز به سمت محیط مشخص شده‌اند (شکل ۵-۲۵). اگرچه غشایی در اطراف سانتریول وجود ندارد، با این وجود به نظر می‌رسد که ۹ گروه ریزلوله‌ای در ماده‌ی متراکمی قرار گرفته‌اند. حفره‌ی درونی سانتریول در ناحیه‌ی مرکزی توخالی، اما دور از مرکز از مواد بی‌شکل

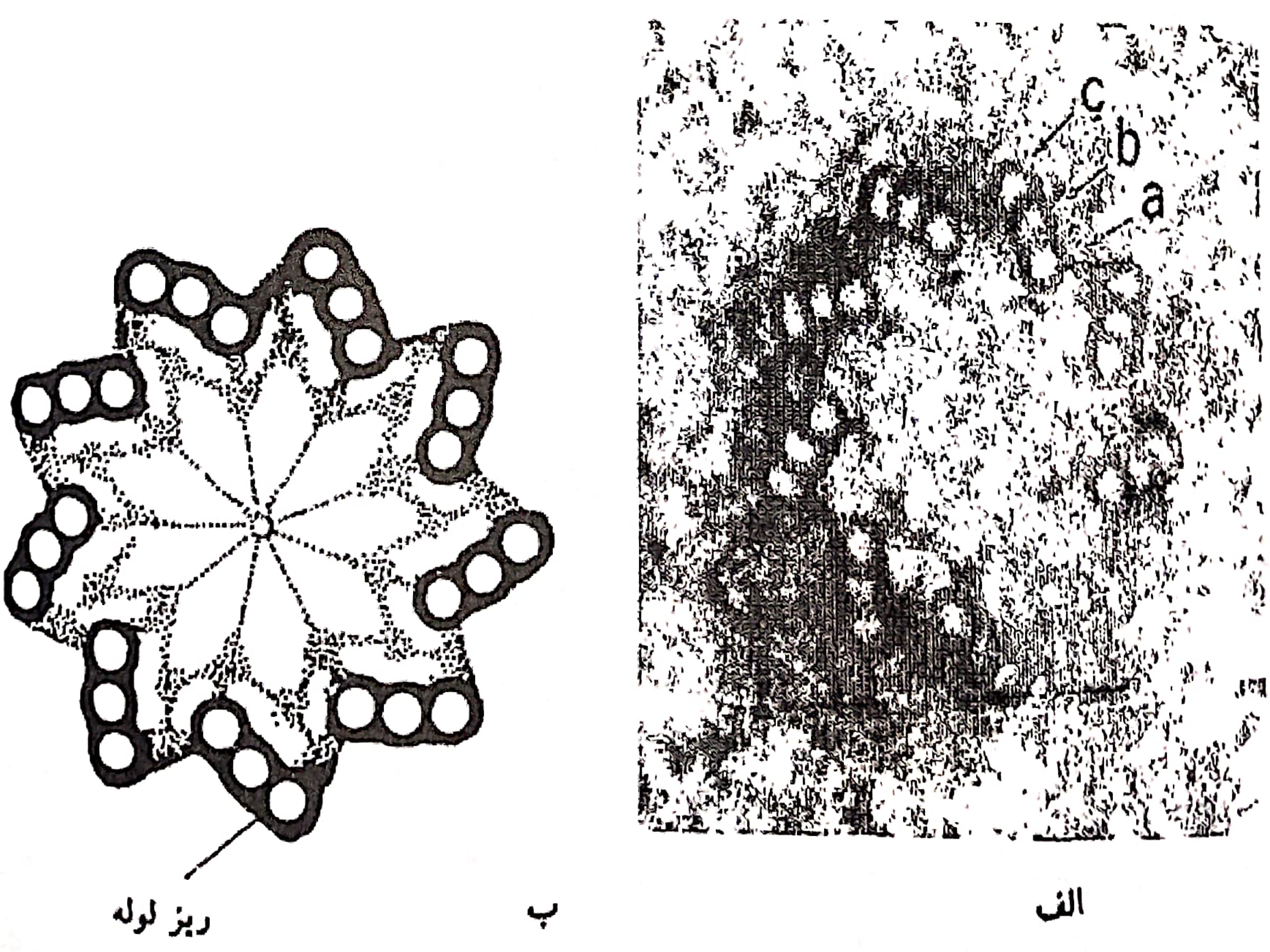
---

1. blepharoplasts
2. basal granules
3. basal corpucles

تشکیل شده است. در برش عرضی سانتریول، بخش مرکزی آن شبیه به چرخ کالسکه است با یک برآمدگی مرکزی که از آن ۹ میله به‌طور شعاع منشعب شده‌اند و لوله‌ی A از هر گروه را به هم متصل می‌کنند. ۹ گروه سه لوله‌ای کاملاً قابل تشخیص‌اند. درونی‌ترین ریزلوله (a) از هر گروه سه تایی کامل، یا به عبارت دیگر گرد است، اما ریزلوله‌های وسطی و بیرونی به شکل C و در دیواره‌ی ریزلوله‌ی مجاور مشترک‌اند.

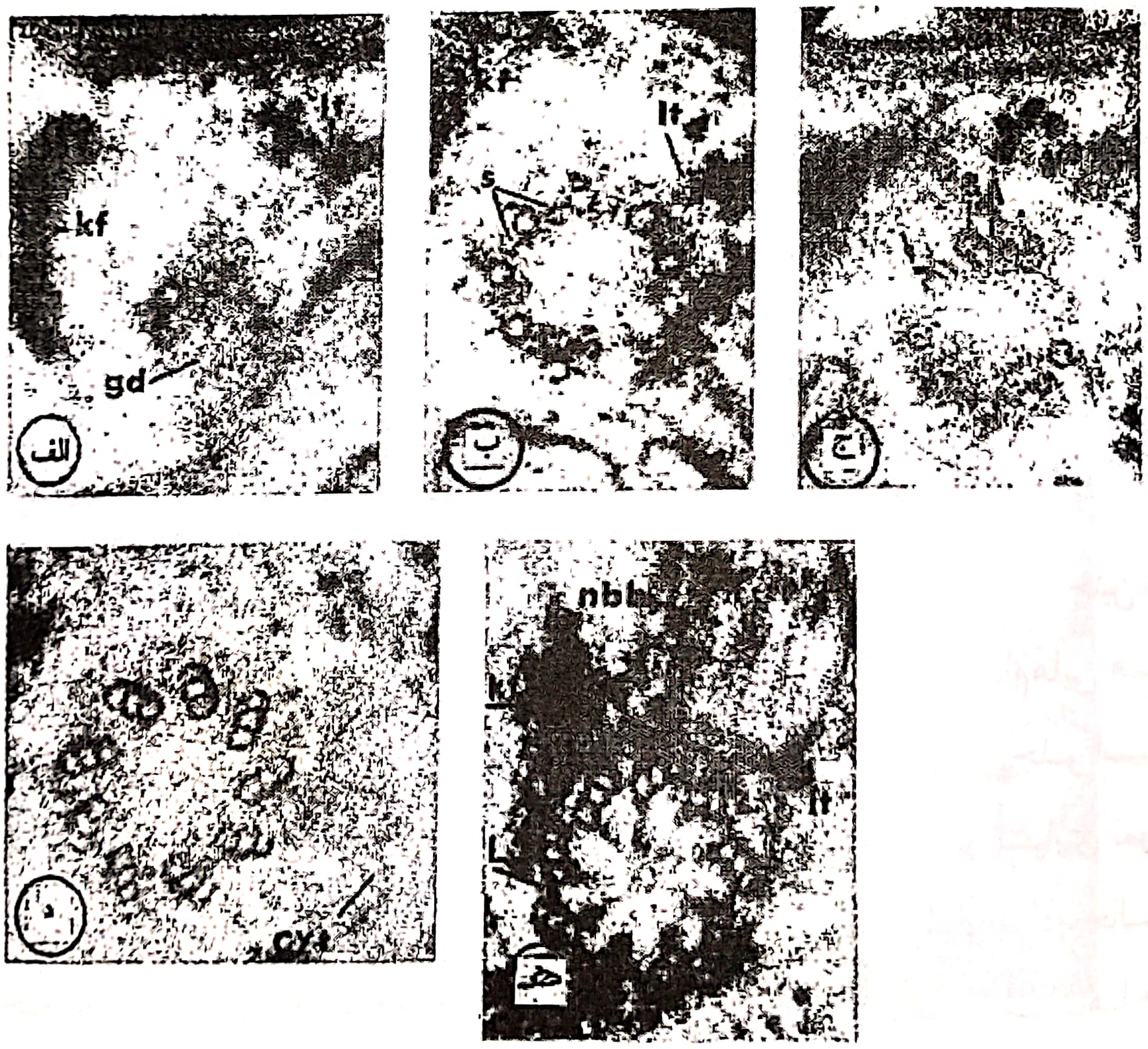
این نظر که سانتریول‌های جدید از تقسیم سانتریول‌های قدیمی به‌وجود می‌آیند، دیگر مورد قبول نیست. سانتریول‌های جدید یا از نو ساخته می‌شوند یا از روی سانتریول قبلی به‌عنوان الگو ساخته می‌شوند. در حالت دوم رشد سانتریول عمود بر محور طولی سانتریول قبلی در فاصله‌ی ۵۰ تا ۱۰۰ نانومتر صورت می‌گیرد.

رشد جسم قاعده‌ای (یعنی سانتریول) در مژه‌دارانی مانند پارامسیوم و تتراهیما و چند نمونه‌ی دیگر مطالعه شده است. مراحل رشد در همه‌ی این نمونه‌ها شبیه به یکدیگر است. رشد جسم قاعده‌ای با تشکیل یک ریزلوله در یک توده‌ی بی‌شکل شروع می‌شود. ریزلوله‌ها به‌تدریج تشکیل می‌شوند (شکل ۵-۲۶، ب) پیوند ریزلوله‌های a-c تا پایان رشد صورت نخواهد گرفت.



شکل ۵-۲۵. الف) برش عرضی سانتریول در زیر میکروسکوپ الکترونی، ب) طرح سانتریول که ۹ گروه سه ریزلوله‌ای و پیوندهای دانه‌دار متراکم را نشان می‌دهد.

اجسام قاعده‌ای به‌عنوان مراکز سازمان‌دهنده‌ی رشد ریزلوله‌های مژک و تاژک عمل می‌کنند. تاژک‌ها که سبب حرکت یوکاریوت‌ها می‌شوند و یاخته‌های یوکاریوت به‌وسیله‌ی آنها خود را در محیط مایع به جلو می‌رانند، از یک دسته ریزلوله تشکیل شده‌اند که از یک مرکز سازمان‌دهنده سرچشمه گرفته‌اند. این مرکز در داخل یاخته بلافاصله زیر محلی که تاژک بیرون می‌آید، قرار گرفته است. این مراکز سازمان‌دهنده را «اجسام پایه‌ای»[1] گویند زیرا ارتباط آنها را با تاژک‌ها تأکید می‌کند. اجسام قاعده‌ای جدید، نزدیک به سانتریول‌ها تشکیل می‌شوند. هنگامی که هنوز با تاژک یا مژک همراه نیستند، آنها را سانتریول می‌نامند، اما پس از اینکه جسم قاعده‌ای به محل زیر غشای پلاسمایی مهاجرت کرد و به‌صورت مرکز تاژک یا مژک رشد نمود، جسم قاعده‌ای نامیده می‌شود.



شکل ۵-۲۶. رشد جسم قاعده‌ای در پارامسیوم : الف) تشکیل اولین ریزلوله، ب) یک حلقه‌ی ۷ لوله‌ای، ج) در این حلقه ۹ ریزلوله‌ی a و مقداری ریزلوله‌ی b تشکیل شده است، د) تشکیل ۹ گروه سه ریزلوله‌ای، هـ) جسم قاعده‌ای بالغ با جسم قاعده‌ای جدید که در برش طولی بالای تصویر دیده می‌شود.

1. basal bodies

نقش‌های سنتزی سانتریول‌ها و اجسام قاعده‌ای هنوز روشن نیست. گفته شده است که این اجسام ممکن است حاوی DNA باشند و همانندسازی را انجام دهند، اما تاکنون فقط وجود RNA در این اجسام گزارش شده است.

خودآزمایی ۵-۴

۱. آیا سانتریول در یاخته‌های همه‌ی موجودات زنده وجود دارد؟
۲. ساختار سانتریول را شرح دهید.
۳. آیا سه لوله‌ی هر گروه ریزلوله کامل است؟ در این مورد توضیح دهید.
۴. آیا این نظریه که هر سانتریول از سانتریول قبلی به‌وجود می‌آید درست است؟ دراین‌باره توضیح دهید.
۵. نقش سانتریول‌ها را شرح دهید.
۶. دو واژه‌ی کینتوزوم و بلفاروپلاست را تعریف کنید.
۷. چه وقت سانتریول نقش جسم قاعده‌ای را ایفا می‌کند؟
۸. آیا ۹ گروه سه ریزلوله‌ای هم‌زمان تشکیل می‌شوند؟ آن را شرح دهید.
۹. نقش اجسام پایه‌ای چیست؟

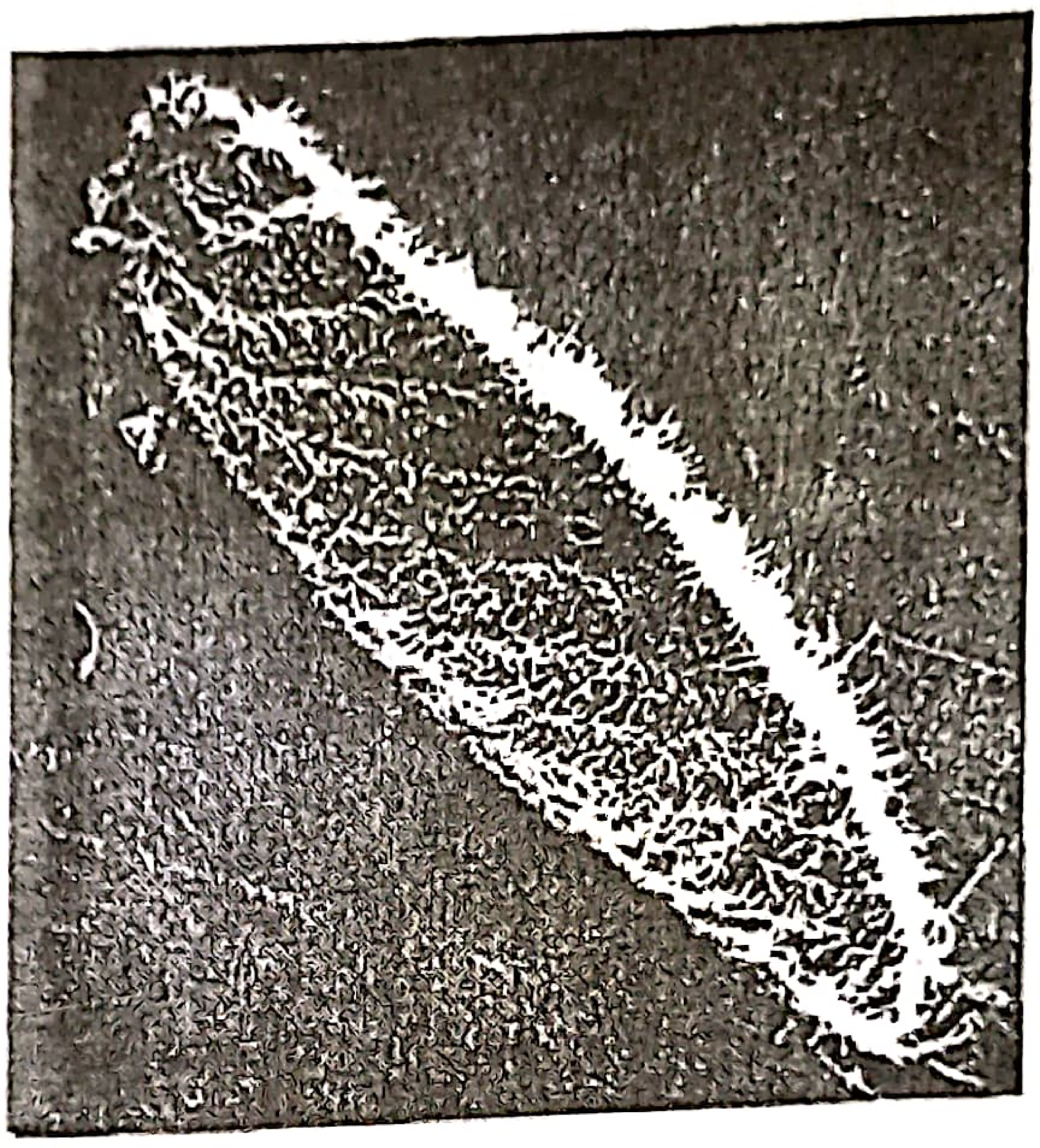
مژک و تاژک

هنگامی که سانتریول از یک انتها بسته باشد، مژک و تاژک به‌وجود می‌آید. در چنین حالتی، مژک به‌وسیله‌ی صفحه‌ی مژکی از سانتریول جدا می‌گردد. مژک و تاژک اندام‌هایی هستند که از سطح یاخته‌های ویژه‌ای خارج می‌شوند و ضربان آنها به سمت عقب و جلو است و یا نقش چوب‌پنبه‌کش (چوب‌پنبه بازکن بطری) را دارند (شکل ۵-۲۷). در بسیاری نمونه‌ها، حرکات تاژک یا مژک سبب جلو راندن یاخته‌ها در محیط‌شان می‌شوند. در حالت‌های دیگر، یاخته ثابت باقی می‌ماند و محیط پیرامون در اثر ضربان تاژک‌ها یا مژک‌ها حرکت می‌کند (همانند لایه‌ی یاخته‌های پوششی که سطح نای را مفروش می‌کند).

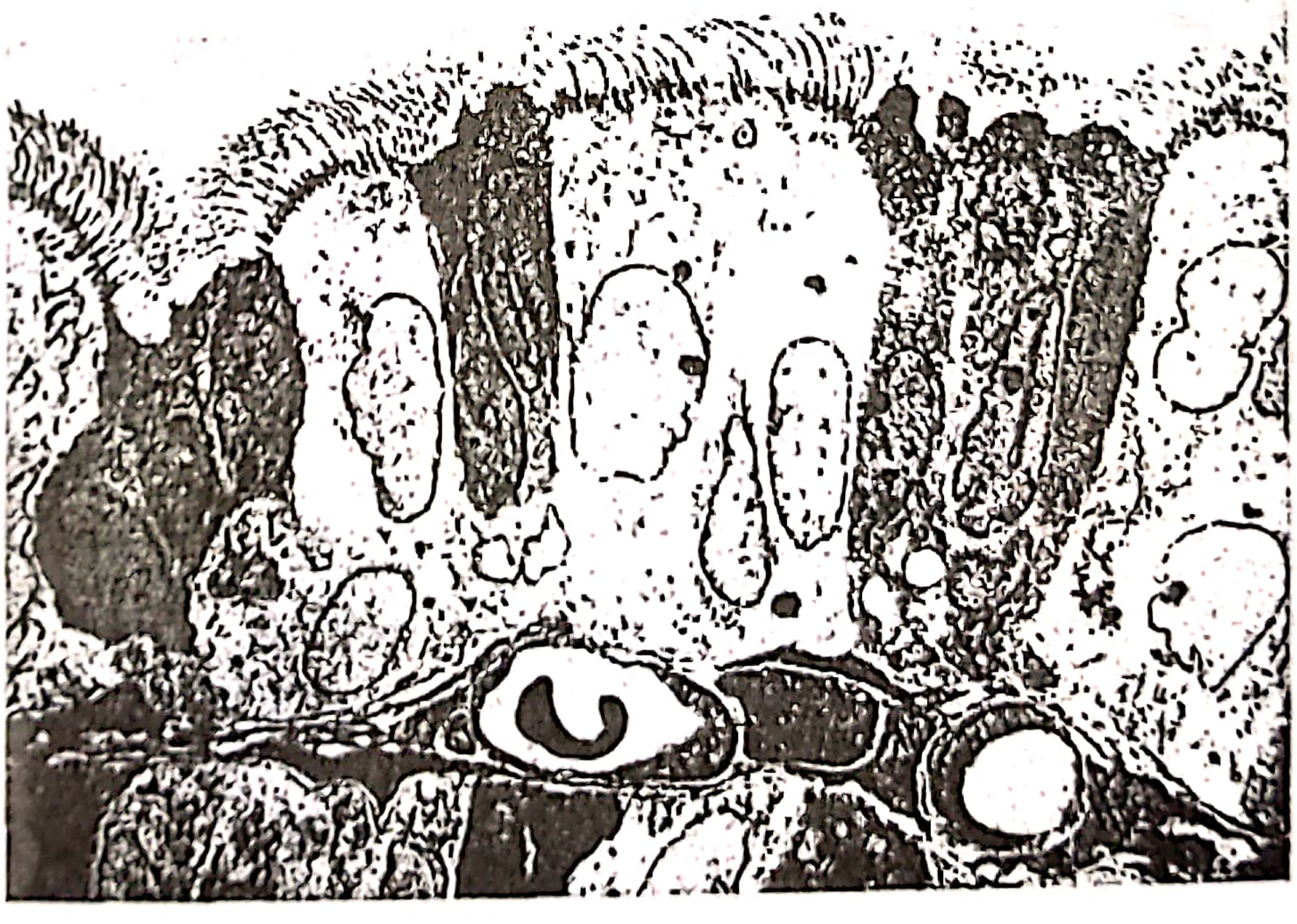
مژک معمولاً از تاژک کوتاه‌تر است. طول مژک ۵ تا ۱۰ میکرومتر، ولی طول تاژک ۱۵۰ میکرومتر یا بیشتر است. تاژک معمولاً منفرد یا به‌صورت گروه‌های کوچکی است اما گاهی به تعداد فراوان وجود دارند، مانند تعداد کمی از پروتوزوآ و یاخته‌های

اسپرم گیاهان عالی. در مورد این نوع تفاوت بین تاژک‌ها و مژک‌ها تا حدودی توافق شده است. زیرا به‌جز تفاوت در طول، ساختار و نقش مژک و تاژک در یاخته‌های یوکاریوتی یکسان است.

مژک یا تاژک یوکاریوتی از سه بخش اساسی تشکیل شده‌اند: میله یا اکسونم مرکزی (که عنصر اصلی حرکت و به درازای ۱ تا ۲ میلی‌متر است)، غشای پلاسمایی، و ماتریس سیتوپلاسمی (شکل ۵-۲۸). عناصر اکسونمی همه‌ی مژک‌ها و تاژک‌ها



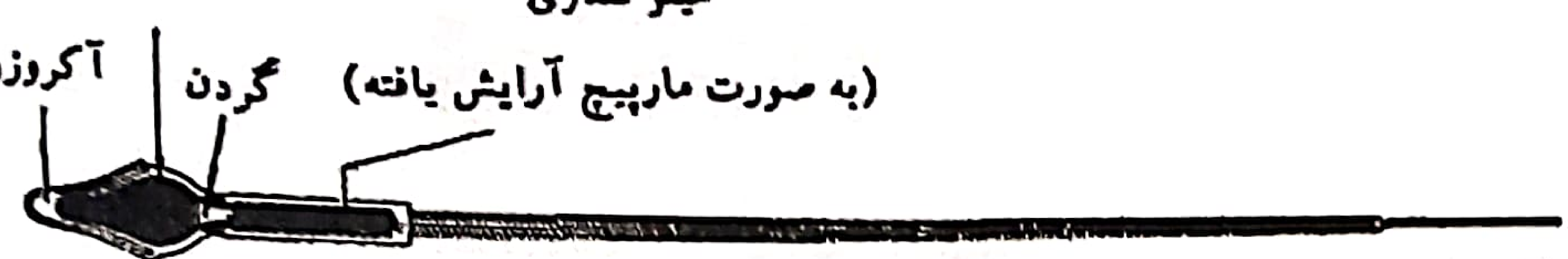
الف



ب

شکل ۵-۲۷. الف) فتوگراف مژک (تهیه شده به‌وسیله‌ی میکروسکوپ الکترونی اسکانینگ) در سطح پشتی پارامسی. در اثر ضربان منظم مژک، حرکت موجی تولید می‌شود. ب) مژک در سطح حفره‌ای یاخته‌های پوششی که لوله‌ی تخمک‌بر را مفروش کرده است. در پارامسی ضربان مژک سبب جلوراندن یاخته می‌شود، درحالی‌که مژه‌ی پوشش لوله‌ی تخمک‌بر سبب به جلو راندن یاخته‌های تخم آزاد شده از تخمدان به طرف رحم می‌شود.

(همانند دم یاخته‌های اسپرم) تقریباً همان ترتیب ۲ + ۹ ریزلوله را دارند. در مرکز اکسونم، ۲ ریزلوله‌ی منفرد وجود دارد که طول مژک را طی می‌کنند (شکل ۵ـ۲۹). زایده‌هایی از ریزلوله‌های مرکزی در طول آنها خارج می‌شوند که به‌صورت یک غلاف مرکزی ظاهر می‌گردند. هر لوله‌ی مرکزی از ۱۳ «رشته‌ی نخستین»[1] (واحدهای توبولین) تشکیل شده است.



شکل ۵-۲۸. طرح یک یاخته‌ی اسپرم در انسان.

غلاف مرکزی به‌وسیله‌ی ۹ گروه دو لوله‌ای احاطه می‌شود. یکی از زوج ریزلوله‌ها، یعنی جزء a از ۱۳ رشته‌ی نخستین تشکیل شده است، درحالی‌که ریزلوله‌ی b ناقص و از ۱۱ رشته‌ی نخستین (شکل ۵ـ۲۹) به‌وجود آمده است. جزء a دو بازوی بیرونی و درونی به‌نام بازوهای دینئین دارد که به سمت ریزلوله‌های مجاور آرایش یافته‌اند. دو ریزلوله در هر گروه به‌وسیله‌ی نگزین به یکدیگر مربوط می‌شوند.

هر ضربه‌ی تاژک یا مژک، همان طرح حرکتی ریزلوله را دارد. ضربه ممکن است به دو مرحله تقسیم شود: ۱. ضربه‌ی قوی یا مؤثر و ضربه‌ی برگشتی (شکل ۵-۱۵). ضربه‌ی قوی در یک صفحه رخ می‌دهد، درحالی‌که ضربه‌ی برگشتی ممکن است همانند ضربه‌ی قوی در همان صفحه رخ ندهد.

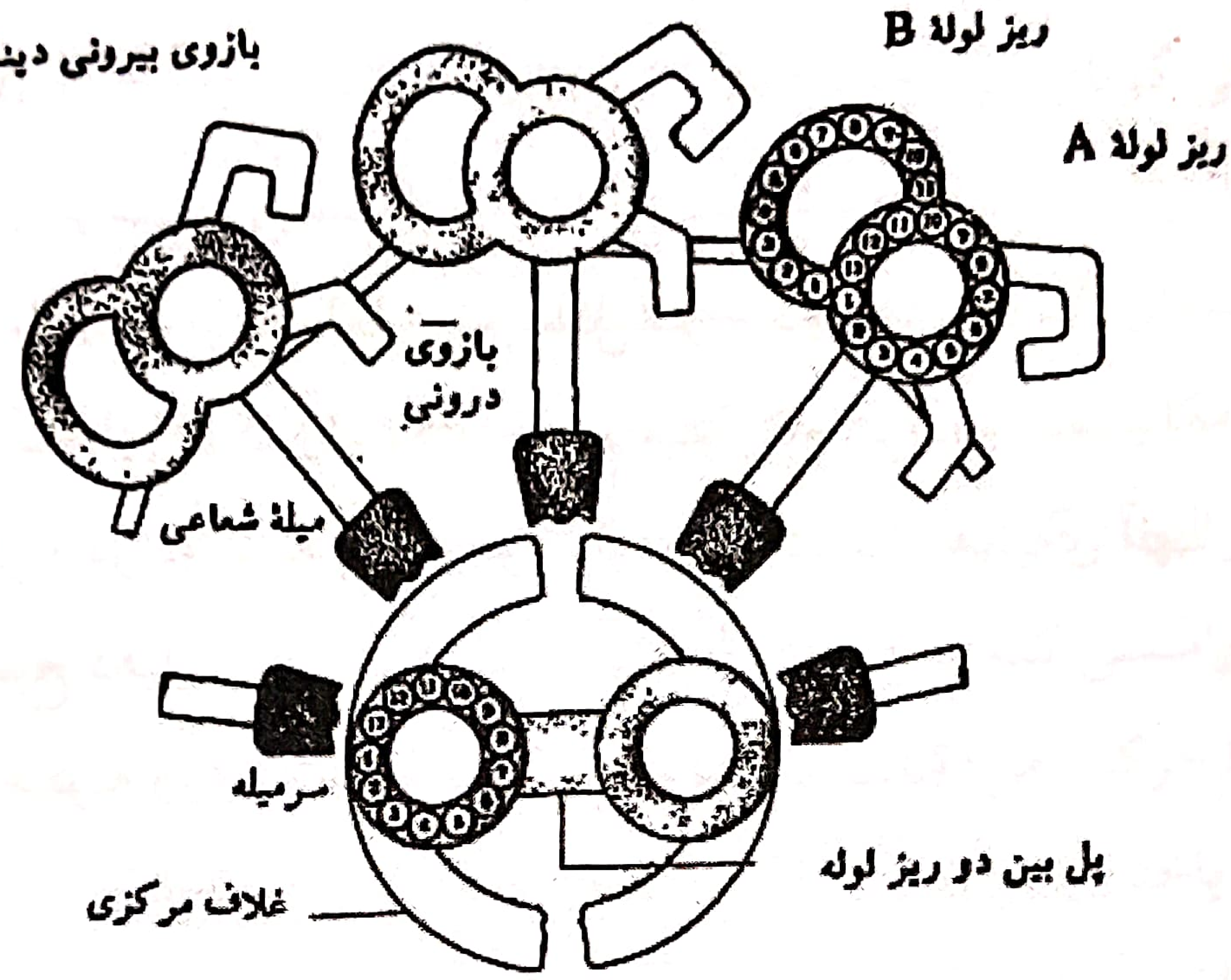
دوک تقسیم

رشته‌های دوک، که در همه‌ی یوکاریوت‌ها، طی روند تقسیم یاخته‌ای سبب کشیده شدن کروموزوم‌های همانند به قطب‌های مخالف می‌شود، از ریزلوله‌ها تشکیل شده‌اند. در جانوران و بسیاری از یوکاریوت‌های دیگر (غیر از قارچ‌ها یا گیاهان) رشته‌های دوک از

1. protofilament

مرکز سازمان‌یافته‌ای به‌نام سانتریول‌ها منشأ گرفته‌اند، سانتریول‌ها عمود بر یکدیگر نزدیک غشای هسته قرار دارند.

بیشتر مطالعات مربوط به حرکت کروموزوم‌ها در تقسیم میتوز روی نقش ریزلوله‌هایی که رشته‌های دوک تقسیم را می‌سازند متمرکز شده است. در تقسیم میتوز،



شکل ۵-۲۹. طرح برش عرضی یک مژک یا تاژک.

رشته‌های دوک سه حرکت کروموزومی مشخص را ایجاد می‌کنند: ۱. آرایش کروماتیدهای خواهر، ۲. قرار گرفتن سانترومر روی صفحه‌ی کروموزومی، ۳. جدا شدن سانترومر و حرکت کروماتیدهای خواهر به قطب‌های مخالف دوک. ریزلوله‌های موجود در دوک عبارت‌اند از: ۱ ریزلوله‌های سانترومومی، که به سانترومر ختم می‌شوند؛ ۲. ریزلوله‌های قطبی، که به قطب‌ها ختم می‌شوند؛ ۳. ریزلوله‌های آزاد، که به قطب یا سانترومر ختم نمی‌شوند هر سه نوع ریزلوله می‌توانند به‌وسیله‌ی کلشیسین یا در دمای سرد به اجزاء توبولین تجزیه گردند.

تاکنون چندین طرح برای حرکت کروموزوم‌ها در مرحله‌ی آنافاز فرض شده است. به‌عنوان مثال، پیشنهاد شده است که کروموزوم‌ها به‌وسیله‌ی رشته‌های دوک که بین سانترومرها و قطب‌های دوک وجود دارند کشیده می‌شوند. انقباض و انبساط

ریزلوله‌ها در اثر افزایش و کاهش همزمان واحدهای تشکیل‌دهنده‌ی آن (اما به میزان متفاوت) در دو انتهاست. اس.اینو[1] نشان داده است که طول ریزلوله‌ها متناوباً افزایش و کاهش می‌یابد. و مطالعات ازمایشگاهی او بیانگر این امر است که ریزلوله‌ها در یک انتها تجمع می‌یابند و در انتهای دیگر خراب می‌شوند.

خودآزمایی ۵-۵

۱. تفاوت تاژک و مژک در چیست؟

۲. ساختار کامل تاژک و مژک را با رسم شکل شرح دهید.

۳. سه حرکت رشته‌های دوک را هنگام تقسیم میتوز نام ببرید.

۴. چند نوع ریزلوله در دوک تقسیم وجود دارد؟ آیا ساختار همه‌ی آنها یکی است؟ دراین‌باره توضیح دهید.

۵. کروموزوم‌ها چگونه روی رشته‌های دوک حرکت می‌کنند؟

خلاصه‌ی گفتار پنجم

ماده‌ی زمینه‌ی سیتوپلاسم (ماتریس) از ریزرشته‌های سیتوپلاسمی، ریزلوله‌ها، میکروترابکول‌ها و فضای بین میکروترابکولی تشکیل شده است. این ساختارها به یاخته شکل می‌دهند و سبب حرکت اندامک‌ها و حرکت یاخته می‌شوند. رشته‌های سیتوپلاسمی از یک ردیف خطی واحدهای پروتئینی به‌نام اکتین تشکیل شده‌اند درحالی‌که ریزلوله‌ها از یک ردیف واحدهای دوتایی پروتئینی به‌نام آلفا و بتا توبولین به‌صورت استوانه‌ی توخالی به‌وجود آمده‌اند. ریزرشته‌های سیتوپلاسمی و ریزلوله‌ها هنگام فعالیت‌های یاخته‌ای مانند انقباض ماهیچه‌ای، حرکت آمیبی و تقسیم یاخته‌ای با یکدیگر عمل می‌کنند. اجتماع ریزلوله‌ها اساس ساختاری سانتریول‌ها، مژک‌ها، و تاژک‌ها و همچنین حرکات کروموزوم‌ها و تاژک‌ها و مژک‌ها هستند.

برهم زدن مژه‌ها، پرواز عقاب، چهارنعل رفتن زرافه در حال فرار، خزیدن آهسته و تقریباً غیرمحسوس یک یاخته روی یاخته‌ی دیگر، همگی در اثر سه مکانیسم اساسی

1. S. Inou

صورت می‌گیرند. همچنین حرکت کروموزوم‌ها به قطب‌های مخالف یاخته‌ها هنگام تقسیم یاخته، جریان سیتوپلاسمی یاخته‌ی گیاهی روی واکوئول مرکزی، پدیدار شدن و ناپدید شدن میکروویلی در سطح یاخته‌های روده‌ای، حرکات هدف‌دار باکتری‌های شناکننده، بسته شدن دهان جانور تک‌یاخته‌ای در اطراف طعمه‌اش و جریان آهسته‌ی حرکات آمیب‌ها، حرکاتی که اغلب دویدن آرام یوزپلنگ و یا اسب مسابقه را به یاد می‌آورد، همگی گویای این حقیقت‌اند که توانایی حرکت در همه‌ی موجودات زنده، از تک‌یاخته‌ای تا پریاخته‌ای، وجود دارد.

مکانیسم‌های اساسی که سبب حرکت می‌شوند، در اوایل تاریخ حیات به‌وجود آمده‌اند. ابتدا مکانیسمی به‌وجود آمد که در همه‌ی پروکاریوت‌ها مشترک بود، سپس دو مکانیسم دیگر ایجاد گردیدند که همه‌ی حرکات یوکاریوت‌ها براساس آنها پایه‌گذاری شدند. یک پارامسی که در فنجان آب شنا می‌کند و برای جابه‌جا شدن در آب مژک‌هایش را حرکت می‌دهد، همان مکانیسم ریزلوله‌ای را به‌کار می‌برد که بدن شما هم هنگام تقسیم یاخته‌ای برای جدا کردن کروموزوم‌ها از آن استفاده می‌کند. ریزرشته‌هایی که در اثر انقباض آنها، پارامسی به دو یاخته‌ی دختر تقسیم می‌شود، همان مکانیسم را برای انقباض ماهیچه‌ی یوزپلنگ در حال دویدن به‌کار می‌برند.

تقریباً همه موجودات زنده در اثر یکی از سه مکانیسم زیر صورت می‌گیرد:

چرخش تاژکی، حرکت ریزلوله، و انقباض ریزرشته، چرخش تاژکی در پروکاریوت‌ها به‌وجود آمده و هنوز هم وسیله‌ی حرکتی آن گروه به‌شمار می‌رود. این نوع چرخش در یوکاریوت‌ها دیده نشده است. همه‌ی یاخته‌های جانوری ریزلوله دارند. این لوله‌های توخالی از پروتئین تشکیل شده‌اند و جزء اصلی اسکلت یاخته‌ای هستند. ریزلوله‌ها به‌وسیله‌ی سانتریول‌ها ساخته می‌شوند.

ریزلوله‌ها با عبور از یکدیگر در یاخته حرکت می‌کنند. هر زوج ریزلوله به‌وسیله‌ی پیوندهای عرضی دینئین به یکدیگر متصل می‌گردند. این پیوندهای عرضی شکسته می‌شوند و مجدداً شکل می‌گیرند و سبب حرکت یک ریزلوله در طول ریزلوله‌ی دیگر می‌شوند.

وجود تاژک‌های ۲ + ۹ ریزلوله‌ای تقریباً در همه‌ی یوکاریوت‌ها عمومیت دارد.

حرکت موجی در اثر حرکت ریزلوله‌های موازی است که از یکدیگر عبور می‌کنند. چون انتهای ریزلوله‌ها قلاب شده‌اند، حرکت آنها موجی را به‌وجود می‌آورد که در طول تاژک منتشر می‌شود.

در مکانیسم حرکتی دیگری که در یوکاریوت‌ها رخ می‌دهد، از ریزرشته‌ها استفاده می‌شود. این حرکت مسئول انقباض ماهیچه‌ها و خزیدن یاخته‌هاست.

ریزرشته‌ها از پروتئین‌های اکتین و میوزین همراه با سه پروتئین دیگر، که کمتر وجود دارند، تشکیل شده‌اند. میوزین بین رشته‌های اکتین قرار دارد.

تغییرات حاصل در شکل انتهای مولکول میوزین، باعث حرکت آن در طول اکتین و در نتیجه سبب انقباض می‌شوند.

خودآزمایی کلی گفتار پنجم

۱. دو نظریه‌ی مربوط به تشکیل سانتریول را شرح دهید.

۲. تاژک، مژک را سانتریول را از نظر نقش و ساختار با یکدیگر مقایسه کنید.

۳. تفاوت‌ها و شباهت‌های اسکلت یاخته‌ای و شبکه‌ی میکروترابکولی را توضیح دهید.

۴. حرکت آمیبی و سیکلوز را با هم مقایسه کنید.

۵. اگر سیتوکلازین ب به محیط کشت یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص در حال رشد افزوده شود، چه وضعی پیش می‌آید؟

۶. مکانیسم حرکت باکتری‌ها را شرح دهید.

۷. مراکز ریزلوله‌ای سازمان‌دهنده را به اختصار بیان کنید.

۸. مکانیسم حرکت یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص را شرح دهید.

۹. اصطلاح آکسونم به علت وجود کدام ویژگی پیشنهاد شد؟

۱۰. مکانیسم انقباض ریزرشته‌ها را شرح دهید.

۱۱. تفاوت موجود بین‌یاخته‌های ماهیچه‌ای و یوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای در چیست؟

۱۲. اندامک‌هایی که در مکانیسم جریان سیتوپلاسمی دخالت دارند کدام‌اند؟

گفتار ششم

سیستم‌های غشایی درون‌یاخته‌ای

پیشگفتار

یاخته‌های پروکاریوت و یوکاریوت در مشاهده با میکروسکوپ نوری نسبتاً یکنواخت به نظر می‌رسند. ماده‌ی زمینه‌ای در هر دو نسبتاً بی‌شکل است و ساختارهای متفاوتی در آن قرار گرفته‌اند. ولی با اختراع میکروسکوپ الکترونی، تفاوت‌های بسیار زیادی بین‌یاخته‌های این دو گروه موجودات زنده آشکار شد. بخش درونی یاخته‌های پروکاریوت، حتی با بزرگ‌نمایی زیاد، بی‌شکل است، درحالی‌که بخش درونی یاخته‌های یوکاریوت به‌وسیله‌ی غشاهایی حجره‌بندی شده است. این غشاها به اندازه‌ای نازک‌اند که با بزرگ‌نمایی کم میکروسکوپ نوری دیده نمی‌شوند. این غشاها فضای یاخته را پرکرده و آن را به حجره‌هایی تقسیم می‌کنند، انتقال مولکول‌ها را در بخش درونی یاخته کانال‌بندی می‌نمایند، و سطوحی را به‌وجود می‌آورند که آنزیم‌ها روی آنها فعالیت می‌کنند. این غشاها در پروکاریوت‌ها فقط در برخی از باکتری‌های فتوسنتزکننده وجود دارند، اما در یاخته‌های یوکاریوت بسیار گسترده‌اند. در حقیقت، سیستم حجره‌بندی درونی که به‌وسیله‌ی این غشاها در یوکاریوت‌ها به‌وجود آمده‌اند، اساسی‌ترین راه تشخیص یاخته‌های پروکاریوت از یوکاریوت است. در این گفتار به بررسی سیستم‌های غشایی درون‌یاخته‌ای، یعنی شبکه‌ی آندوپلاسمی و دستگاه گلژی و همچنین اجسامی به‌نام ریبوزوم می‌پردازیم.

هدف آموزشی این گفتار عبارت است از: آشنایی با ساختار و نقش سیستم‌های

غشایی شبکه‌ی آندوپلاسمی و دستگاه گلژی،و همچنین ریبوزوم‌ها.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید، یعنی بتوانید:

۱. شبکه‌ی آندوپلاسمی را تعریف کنید و مشخصات سه طرح ساختاری آن (صاف، ناصاف و تیغه‌های حلقوی) را با یکدیگر مقایسه کنید.

۲. مشخصات و نقش آنزیم‌های موجود در شبکه‌ی آندوپلاسمی را توضیح دهید.

۳. نقش شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌عنوان: ۱. کانال‌های ارتباطی درون‌یاخته، ۲ محل استقرار و فعالیت آنها در جهت سنتز پروتئین و لیپید و گلیکولیز، ۳. شکل‌دهی زیر حجره‌ها را شرح دهید و اهمیت کلی آن را در زندگی یاخته بیان کنید.

۴. شکل ظاهری ریبوزوم‌ها و انواع آنها را برحسب ضریب رسوب توضیح دهید.

۵. ریبوزوم‌های پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها را از نظر شکل ظاهری و ترکیبات تشکیل‌دهنده‌ی آنها مقایسه کنید.

۶. چگونگی شکل‌گیری دستگاه گلژی در یاخته‌های مختلف را شرح دهید.

۷. منشأ ریبوزوم‌ها و چگونگی شکل‌گیری آنها در یوکاریوت‌ها را توضیح دهید.

۸. ساختار و ترکیب شیمیایی دستگاه گلژی را توضیح دهید.

۹. چگونگی شکل‌گیری دستگاه گلژی در یاخته‌های مختلف را توضیح دهید.

۱۰. با شرح آزمایش‌های مربوطه، چگونگی عملکرد و مشارکت دستگاه گلژی را در موارد زیر توضیح دهید:

الف) ساخت و ترشح مواد پروتئینی

ب) تغییر پروتئین‌ها و گلیکوپروتئین‌ها

ج) شکل‌دهی غشای پلاسمایی

د) شکل‌دهی صفحه‌ی یاخته‌ای و دیواره‌ی یاخته‌ای گیاهان.

۱۱. ارتباط ساختاری و عملکردی غشای پلاسمایی، غشای هسته، شبکه‌ی آندوپلاسمی، دستگاه گلژی و ریبوزوم‌ها را توضیح دهید.

شبکه‌ی آندوپلاسمی

سیستم گسترده‌ی غشاهای درونی که در یاخته‌های یوکاریوت‌ها وجود دارند «شبکه‌ی

آندوپلاسمی»[1] نامیده می‌شود. شبکه‌ی آندوپلاسمی یوکاریوت‌ها، همانند سیستم‌های غشایی بعضی از باکتری‌های فتوسنتزکننده، با غشای پلاسمایی ارتباط دارد. این شبکه دارای ساختار ساده‌ی دولایه‌ی لیپیدی است که آنزیم‌های گوناگون به سطح آن چسبیده‌اند. در غشای دولایه‌ای لیپیدی معمولاً پروتئین‌های انتقالی قرار گرفته‌اند.

طرح‌های ساختاری شبکه‌ی آندوپلاسمی

وجود شبکه‌ی آندوپلاسمی در سال ۱۹۴۵ به اثبات رسید و از آن سال تاکنون مطالعات بسیاری بر روی آن انجام گرفته است. سه طرح ساختاری برای شبکه‌ی آندوپلاسمی تشخیص داده‌اند: «شبکه‌ی آندوپلاسمی دانه‌دار یا ناصاف»[2]، «شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف»[3] و «سیستم تیغک‌های حلقوی»[4]. در هر صورت ساختار خود غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی همانند غشای پلاسمایی است که از دو لایه‌ی لیپید، پروتئین‌های محیطی و عمقی تشکیل شده است.

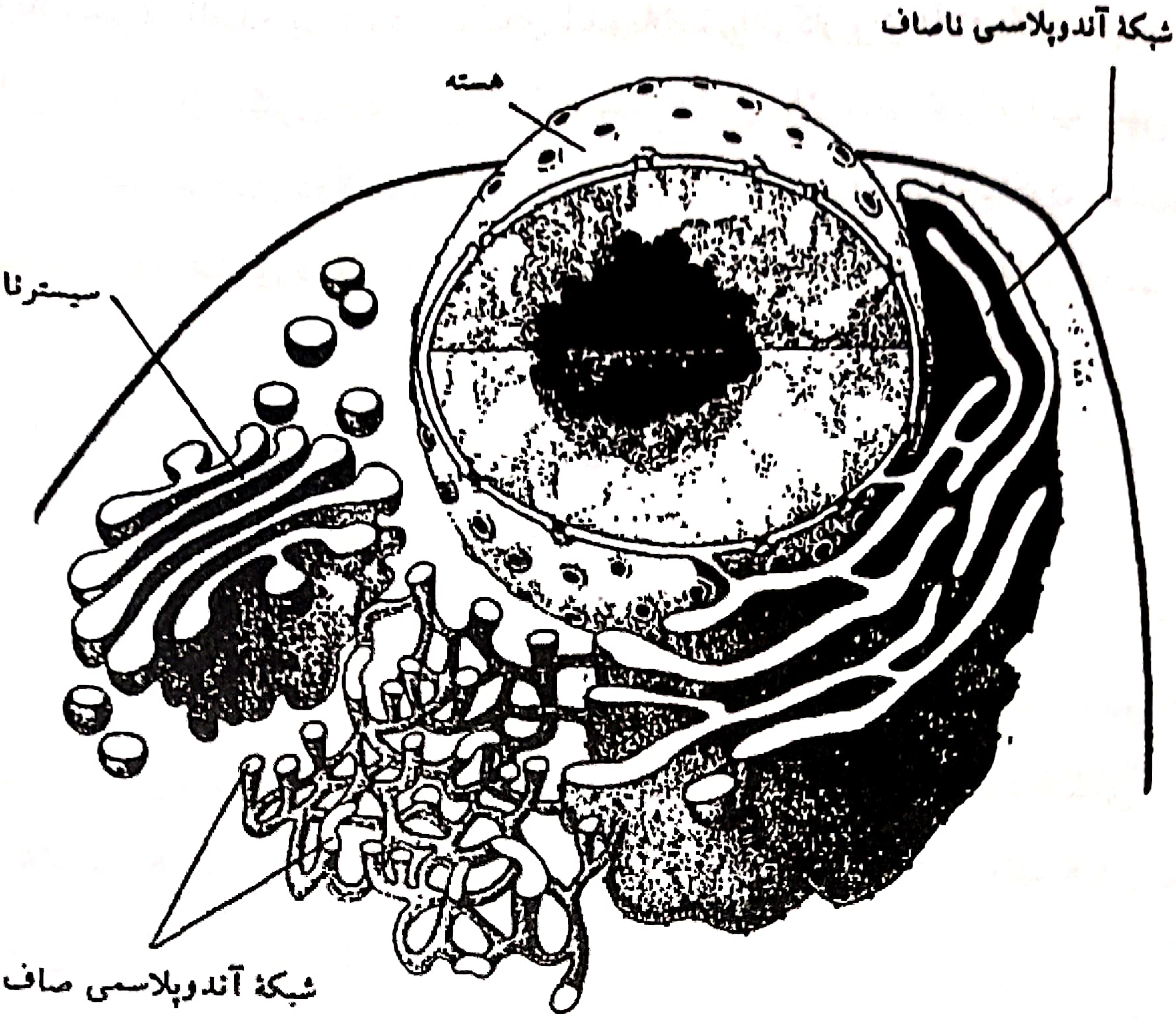
۱. شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف

این شبکه در یاخته‌هایی که فعالیت پروتئین‌سازی دارند بسیار گسترده‌اند و در مناطقی از سیتوپلاسم که دارای واکنش بازی هستند به‌صورت سیستم نواری شکل دیده می‌شود. اگر برشی از این ساختار تهیه کنیم در آن کیسه‌هایی دیده می‌شوند که هر یک را سیسترنا[5] (و جمع آن را سیسترنه[6]) گویند. این کیسه‌ها موازی با غشای هسته‌اند و یا در ردیف‌های نامنظم قرار دارند (شکل ۶-۱). سیسترنا لوله‌ای شکل با انتهای بسته است و در سطح آن ریبوزوم‌های فراوانی واقع شده‌اند. سطح شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف هنگام مشاهده با میکروسکوپ الکترونی مانند کاغذ سمباده است. این شبکه به علت ظاهر سنگ‌ریزه‌دار ناصاف به نظر می‌رسد.

---

۱. endoplasmic reticulum: مرکب از دو کلمه‌ی لاتینی آندوپلاسمیک به معنی «درون سیتوپلاسمی» و رتیکولوم به معنی «شبکه‌ی کوچک» است و اغلب به صورت علامت اختصاری «ER» نوشته می‌شود.

2. rough endoplasmic reticulum
3. smooth endoplasmic reticulum
4. annulate lamellae
5. Cisterna
6. Cisternae



شکل ۶-۱. شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف و ناصاف و ارتباط آنها با غشای هسته و دستگاه گلژی. شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف، متشکل از لوله‌های منشعب بدون ریبوزوم است، درحالی‌که شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف با داشتن ریبوزوم در سطح بیرونی خود مشخص است. شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف اغلب به‌طور فیزیکی ادامه‌ی غشای بیرونی هسته است. دستگاه گلژی در بسته‌بندی پروتئین‌ها در شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف دخالت دارد.

در یاخته‌های لوزالمعده و کبد، سیسترناها فراوان‌ترند و شبکه‌ی متراکمی را به‌وجود می‌آورند. مجاری سیسترنا باریک و اغلب با مواد غیرشفاف پر شده است. هنگامی که این مجراها مثلاً در یاخته‌های ترشحی با مواد ترشحی پر شوند، فضاهای باریک متورم می‌شوند.

چون ریبوزوم‌ها دارای مقدار زیادی RNA هستند، لذا بخش‌هایی از یاخته که شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف دارند، بازدوست‌اند. این بخش‌های بازدوست را اصطلاحاً ارگاستوپلاسم[1] می‌نامند. ریبوزوم‌ها در سطح بیرونی شبکه‌ی آندوپلاسمی قرار دارند و

1. ergastoplasm

از طریق RNAی پیک به‌صورت پلی‌زوم و به اشکال مارپیچی یا چتری (پره‌دار) به بخش گلیکوپروتئینی غشای شبکه متصل شده‌اند. این ارتباط دلیل بر شرکت ریبوزوم در سنتز پروتئین، به‌ویژه پروتئین‌های آنزیمی است. پروتئین‌ها بین دو سطح ریبوزوم و غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی تشکیل می‌شوند. اسیدهای آمینه از درون یا بیرون یاخته به‌وسیله‌ی RNAی ناقل (tRNA) به این محل آورده شده و توسط ترتیب نوکلئوتیدهای RNAی پیک و در یک ردیف قرار می‌گیرند. پروتئین ساخته شده برحسب طبیعت و نقش خود، به مجرای سیسترنا یا سیتوپلاسم منتقل می‌شود. ارتباط شبکه‌ی آندوپلاسمی با غشای پلاسمایی و غشای هسته نقش آن را در انتقال مواد برون‌یاخته‌ای به هسته نشان می‌دهد.

۲. شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف

این شبکه در یاخته‌هایی که در آنها متابولیسم چربی‌ها صورت می‌گیرد بسیار گسترده است. ریبوزوم در این شبکه وجود ندارد. شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف لوله‌ای شکل است (در یاخته‌های کبد) و بیشتر در بخش محیطی سیتوپلاسم دیده می‌شود. این شبکه ادامه‌ی شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف است و این امر نشان می‌دهد که گرچه این دو شبکه از نظر شکل با یکدیگر متفاوت‌اند، ولی از نظر نقش با هم ارتباط دارند. نظر بر این است که شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف از شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف منشأ گرفته است. شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف در رشته‌های ماهیچه‌ای که پس از دریافت محرک منقبض می‌شوند، اهمیت ویژه‌ای دارد. همین‌طور هم در یاخته‌های رنگین چشم مهره‌داران تیغک‌ها[1]، تغییر ویژه‌ای پیدا می‌کند و اجسام میلوئید[2] را به‌وجود می‌آورد که ۵۰٪ بخش اساسی یاخته را تشکیل می‌دهند. اجسام میلوئید مقعرند و کیسه‌های تیغک‌ها را ایجاد می‌کنند.

نقش شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف در سنتز لیپید یا استروئید متابولیسم قندهاست. بین این شبکه و به‌وجود آمدن و متوقف شدن گلیکولیز در یاخته‌های جنینی کبد موش ارتباط معینی وجود دارد. در یاخته‌های کبدی جانور گرسنه، شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف

---

1. lamellae
2. myeloid

محتوی گلیکوژن است و تیغک‌ها ممکن است با غشای پلاسمایی یکی شده باشند. هنگامی که جانور تغذیه می‌شود، تیغک‌ها متورم می‌گردند و این امر نشان‌دهنده‌ی شرکت آنها در گلیکولیز است.

۳. تیغک‌های حلقوی

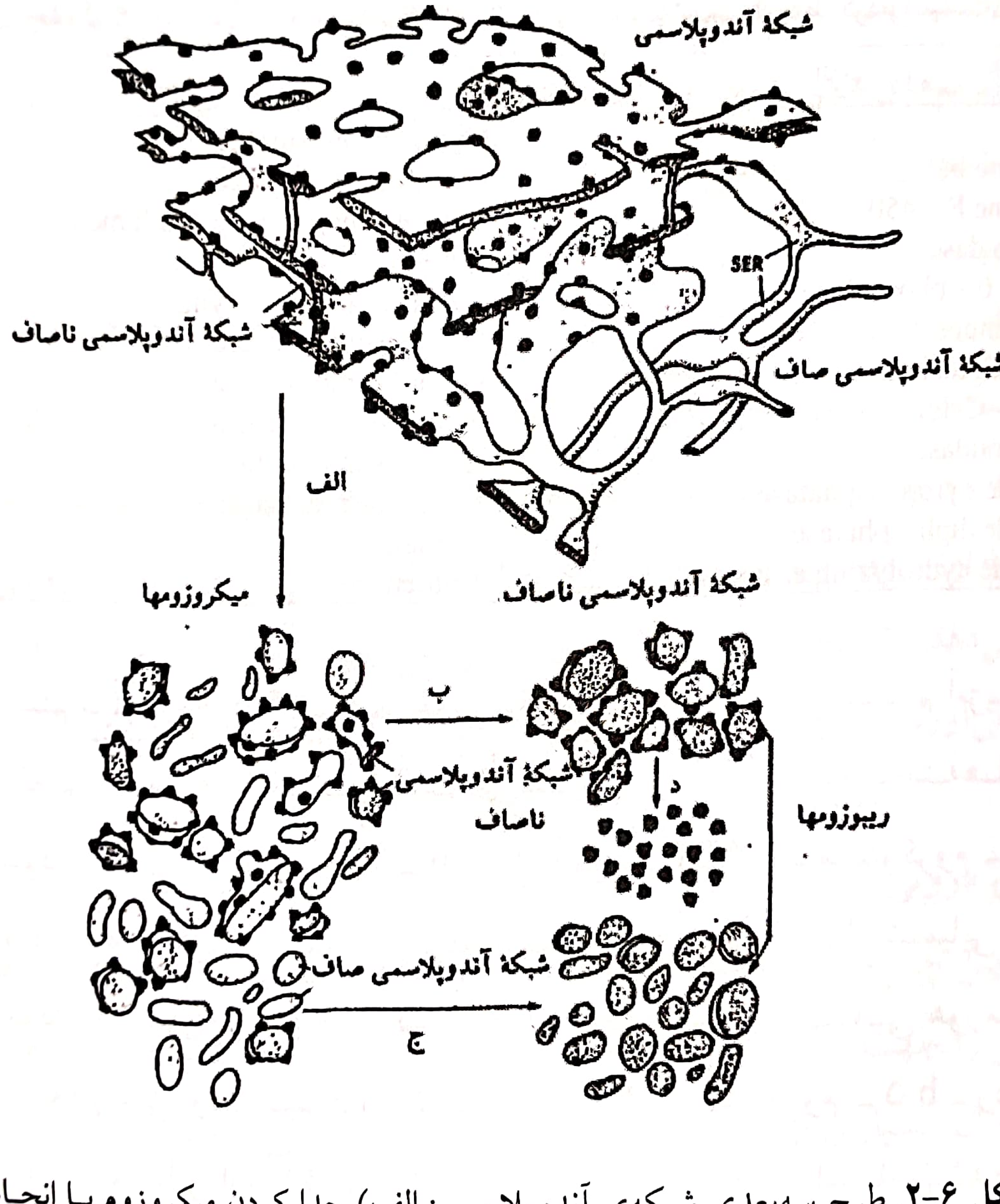
تیغک‌های حلقوی کم و بیش شبیه به شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف است، زیرا تشکیلات سیسترنایی دارند و همراه با ریبوزوم دیده می‌شوند، اگرچه سطح تیغک‌ها طرح ثابتی را نشان نمی‌دهد آنها به شکل دانه‌های تسبیح ظاهر می‌شوند و منافذ کوچکی در سطحشان پراکنده است. شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف از غشای بیرونی هسته منشأ می‌گیرد، درحالی‌که تیغک‌های حلقوی به‌صورت وزیکول‌های کوچک (حبابچه‌ها) از غشای هسته مشتق می‌شوند. وزیکول‌ها در ردیف‌های موازی قرار می‌گیرند و معمولاً با یکدیگر یکی شده و ساختار تسبیحی لوله‌ای را تشکیل می‌دهند. ممکن است در محل اتصال وزیکول‌ها مجاور، یک منفذ وجود داشته باشد. ارتباط ریبوزوم‌ها با این تیغک‌ها، شرکت آنها را در سنتز پروتئین نشان می‌دهد.

ترکیب شیمیایی شبکه‌ی آندوپلاسمی

با استفاده از روش‌های فیزیکوشیمیایی خاص می‌توان شبکه‌ی آندوپلاسمی را همراه با ریبوزوم‌ها و به‌صورت حفره‌های کوچکی از سایر بخش‌هایی یاخته جدا کرد. این فضاهای کوچک را که هنوز به ریبوزوم‌ها متصل‌اند اصطلاحاً میکروزوم گویند (شکل ۶-۲). هرگاه میکروزوم را در اولترا سانتریفوژ تحت تأثیر نیروی g ۲۰۰,۰۰۰ قرار دهند، ریبوزوم‌ها از غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی جدا می‌شوند و به این ترتیب می‌توان این غشاها را به‌دست آورد. بدین‌سان، شبکه‌ی آندوپلاسمی در یاخته‌های جگر موش مورد مطالعه قرار گرفت. غشای میکروزومی از ۶۰٪ پروتئین و ۴۰٪ فسفولیپید تشکیل شده است و این نسبت در یاخته‌های مختلف تغییر می‌کند. اما معمولاً درصد پروتئین از دیگر مواد سازنده‌ی غشای میکروزومی خیلی بیشتر است.

غشای آندوپلاسمی محتوی مقادیر زیادی پروتئین‌های آنزیمی است، زیرا بسیاری

از فعالیت‌های آنزیم را سبب می‌شود. آنزیم گلوکوز ـ ۶ـ فسفاتاز همیشه در غشا وجود دارد و به‌عنوان نشانه برای شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌کار می‌رود. بسیاری از آنزیم‌های موجود در شبکه‌ی آندوپلاسمی برای سنتز تری‌گلیسریدها، فسفاتیدها، گلیکولیپیدها، پلاسمالوژن‌ها[1]، اسیدهای چرب و کلسترول (جدول ۶-۱) به‌کار می‌روند. در دنباله‌ی مطلب به بررسی چند مجموعه از این آنزیم‌ها می‌پردازیم.



شکل ۶-۲. طرح سه‌بعدی شبکه‌ی آندوپلاسمی: الف) جدا کردن میکروزوم با انجام سانتریفوژ، ب و ج) جدا کردن وزیکول‌های صاف و ناصاف از شبکه‌ی آندوپلاسمی، د) جدا کردن ریبوزوم از شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف.

سیستم سیتوکروم

آنزیم‌های زنجیره‌های انتقال الکترون به مقدار فراوان در سیستم غشای شبکه‌ی

1. Plasmalogens

آندوپلاسمی وجود دارند. حداقل دو زنجیره‌ی انتقال الکترون در غشاها مطالعه شده‌اند. این دو زنجیره فلاوپروتئین‌ها[1]یی مانند NADH ـ سیتوکروم ـ c ـ ردوکتاز، NADH ـ سیتوکروم ـ b ـ ردوکتاز و سیتوکروم ـ b۵ ـ و سیتوکروم ۴۵۰ ـ p هستند که در انتقال الکترون شرکت دارند.

جدول ۶-۱. انتشار و محل آنزیم‌های شبکه‌ی آندوپلاسمی (حفظ کردنی نیست)

آنزیم	محل
ATPase	Cytoplasmic surface
Cytochrome b_5	Cytoplasmic surface
Cytochrome P – 450	Cytoplasmic surface and lumen
β glucuronidase	Lumen
Glucose – 6 – phosphtase	Lumen, marder enzyme
GDP – mannos, transferase	Cytoplasmic surface
NADH – Cytochrome – b_5 – reductase	Cytoplasmic surface
NADPH – Cytochrome c – reductase	Cytoplasmic surface
5 – Nucleotidase	Cytoplasmic surface
Nucleoside pyrophosphatase	Cystoplasmic surface
Nucleoside diphosphatase	Lumen
Acetanilide hydrolyzing easterase	Lumen

سیستم سیتوکروم ۴۵۰ ـ p به خوبی مطالعه شده است. این سیستم آنزیم انتقالی غشاست که نور را در ۴۵۰ نانومتر جذب می‌کند و با غلظت زیاد در یاخته‌های جگر دیده می‌شود. سیستم سیتوکروم ۴۵۰ ـ p شامل آنزیم NADH ـ سیتوکروم ـ p - ۴۵۰ - ردوکتاز و فسفاتیدیل‌کولین است و در رفع مسمومیت حاصل از مواد شیمیایی کشنده‌ی جانوران موذی و بسیاری از داروها، همچنین در واکنش‌های آب‌دهی هورمون‌های استروئیدی به‌کار می‌رود. سیتوکروم b ۵ از NADH ـ سیتوکروم ـ ۵ b ـ ردوکتاز و «فاتی‌اسیل‌کوآنزیم‌دساتوراز»[2] (که در واکنش‌های اسیدهای چرب اشباع نشده شرکت دارد) تشکیل شده است. این سیستم از NADH استفاده می‌کند.

آنزیم‌های دیگر میکروزوم

علاوه بر آنزیم‌های فوق، آنزیم‌های دیگری نیز در شبکه‌ی آندوپلاسمی یافت می‌شوند.

1. flavoproteins
2. fatty acyl coA desaturase

در سطح درونی آن آنزیم‌های پپتیداز وجود دارند که زنجیرهای پلی‌پپتیدی را با قطع کردنشان به قطعات کوچک‌تر و یا با گلیکوزیده[1] کردن آنها به اسیدهای آمینه تغییر می‌دهند.

از آنزیم‌های مهم دیگری که در شبکه‌ی آندوپلاسمی وجود دارند می‌توان از ATP آز و گلوکوز -۶- فسفاتاز نام برد. آنزیم اخیر سبب جدا شدن گروه فسفات از گلوکوز -۶- فسفات و در نتیجه باعث آزاد شدن گلوکوز در حفره‌ی تیغک‌ها می‌شود. بعضی از آنزیم‌های مهم نیز که در سنتز کلسترول و اسیدهای صفراوی شرکت می‌کنند، در غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی قرار دارند.

نقش شبکه‌ی آندوپلاسمی

ساختار شبکه‌ی آندوپلاسمی با فعالیت یاخته تغییر می‌کند. این شبکه سه نقش مهم را ایفا می‌کند که هر یک از آنها پیشرفت تکاملی قابل توجهی را در برابر یاخته‌های سازمان نیافته‌ی پروکاریوت‌ها نشان می‌دهد: ۱. کانال‌هایی را در بخش درونی یاخته تشکیل می‌دهد، ۲. محلی را برای آنزیم‌ها تأمین می‌کند، ۳. زیر حجره‌هایی را در یاخته به‌وجود می‌آورد که نتیجه‌ی این اعمال ترشح، سنتز مواد و انتقال آنهاست.

کانال‌های درونی

فضاهای بین چین‌خوردگی‌های شبکه‌ی آندوپلاسمی مانند لوله‌کشی ساختمان‌ها، مسیرهایی را جهت انتقال مولکول‌ها به نواحی مختلف سیتوپلاسم به‌وجود می‌آورند. به‌عنوان مثال، بسیاری از یاخته‌های یوکاریوت پروتئین‌هایی را می‌سازند که در خود یاخته به مصرف نمی‌رسند بلکه به خارج از یاخته صادر می‌شوند. پیک ژنتیکی که این پروتئین ویژه را مشخص می‌کند دارای «علامتی» است که ریبوزوم‌ها را از فعالیت خود آگاه می‌سازد. ریبوزوم‌ها مجموعه‌ای از مولکول‌های درشت پروتئین و اسید ریبونوکلئیک (RNA) اند، که RNAهای پیک را به پروتئین ترجمه می‌کنند.

هنگامی که پروتئین جدید ساخته می‌شود، «بخش نشان‌دار» آن، RNAی پیک،

1. glicosidate

ریبوزوم و پروتئینی را که نیمه تمام است به سطح شبکه‌ی آندوپلاسمی متصل می‌کند. پروتئین از سطح شبکه‌ی آندوپلاسمی جدا شده و وارد کانال‌های شبکه‌ی آندوپلاسمی می‌گردد. سپس از این کانال‌ها خارج شده و پس از عبور از سیتوپلاسم به بیرون یاخته صادر می‌شود. زمانی که پروتئین در ریبوزوم متصل به شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف ساخته می‌شود، آماده‌ی اتصال به بیرون یاخته است. مناطقی که شبکه‌ی آندوپلاسمی که به سنتز چنین پروتئین‌های انتقالی اختصاص یافته‌اند، انباشته از ریبوزوم‌اند.

محل استقرار و فعالیت آنزیم‌ها

مجموعه‌ی چین‌خوردگی‌های شبکه‌ی آندوپلاسمی سطح وسیعی را به‌وجود می‌آورد که آنزیم‌ها در آن واکنش‌های متابولیسمی انجام می‌دهند. بسیاری از آنزیم‌های یاخته هنگامی که به‌صورت آزاد در سیتوپلاسم غوطه‌ورند، توانایی انجام کاری را ندارند، این آنزیم‌ها زمانی فعال‌اند که با غشای یاخته همراه باشند. غشاهای شبکه‌ی آندوپلاسمی بسیاری از این گونه آنزیم‌ها را در خود فرو برده‌اند. این آنزیم‌ها در غشای شبکه، همانند توده‌های یخ در دریا شناورند. آنزیم‌هایی که در شبکه‌ی آندوپلاسمی قرار گرفته‌اند مثلاً سنتز انواع مختلف قندها و چربی‌ها را تسریع می‌کنند. در یاخته‌هایی (مانند یاخته‌های بیضه) که سنتز چربی‌ها به‌طور وسیعی در آنها صورت می‌گیرد، شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف فراوان است. در کبد آنزیم‌هایی که در شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف قرار گرفته‌اند، در تجزیه‌ی گلیکوژن ذخیره شده به اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی آن، یعنی مولکول‌های گلوکز، و در انواع روندهای ضدسمی دخالت دارند. هنگامی که داروهایی چون آمفتامین[1]، مورفین[2]، کدئین[3] و فنوباربیتال[4] به جانوری تزریق شود، آنزیم‌های زایل‌کننده‌ی اثر سمی داروها، به‌ویژه در شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف، افزایش می‌یابند. همچنین افزایش هیدروکربن‌ها یا مواد سرطان‌زا سبب ایجاد آنزیم‌هایی می‌شوند که مسمومیت را برطرف می‌سازند.

---

1. amphetamine
2. morphine
3. codeine
4. phenobarbital

شکل‌گیری زیر حجره‌ها

چون ساختار غشای دو لایه‌ی لیپیدی سیال است، دو سطح غشا که با هم تماس پیدا می‌کنند، ممکن است در نقطه‌ی تماس به یکدیگر ملحق شوند. توانایی الحاق دو غشا باعث توانایی قابل ملاحظه‌ی شبکه‌ی آندوپلاسمی جهت تشکیل وزیکول‌ها (حبابچه‌ها) در یاخته می‌شود. بادکنک باریک و بلندی را تصور کنید که وسط آن را نیشگون گرفته باشید. در یاخته‌ها، نیشگون در سطح تماس و الحاق دو لایه سبب تقسیم کیسه به دو حفره می‌شود که هر یک کاملاً به‌وسیله‌ی غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی محصور شده‌اند. به این طریق است که تعداد زیادی از اندامک‌های یاخته‌های یوکاریوت، از جمله چندین نوع حفره‌ی محتوی آنزیم‌های گوارشی و حفره‌های حاوی آنزیم‌های متفاوت دیگرند، به‌وجود می‌آیند. بسیاری از پژوهشگران معتقدند که شبکه‌ی آندوپلاسمی همچنین منشأ دو غشایی است که فوراً بعد از تقسیم یاخته در اطراف کروموزوم‌ها تشکیل می‌شوند. این دو غشا که به غشای هسته معروف‌اند، مجدداً در شروع چرخه‌ی بعدی تقسیم یاخته‌ای ناپدید می‌شوند. این غشاها همراه با کروموزوم‌ها هسته را تشکیل می‌دهند.

طبیعت متحرک شبکه‌ی آندوپلاسمی، به فعالیت‌هایی که در یاخته‌های یوکاریوت صورت می‌گیرند، توانایی سازگاری می‌دهد. وزیکول‌های ناپایداری تشکیل می‌شوند که مانند بارکش‌ها قادر به حمل مولکول‌ها از یک محل به محل دیگر یاخته‌اند. غشاها به‌وجود می‌آیند، از بین می‌روند و مجدداً تشکیل می‌شوند. همانند مخروط‌های لاستیکی نارنجی رنگ ترافیک که کارگران راه‌سازی به هنگام کار برای مشخص کردن مسیر حرکت اتومبیل‌ها از آنها استفاده می‌کنند، شبکه‌ی آندوپلاسمی برای رفع نیاز هر لحظه‌ی یاخته، نقل و انتقال متابولیکی را ابتدا در یک مسیر و سپس در مسیر دیگر انجام می‌دهد.

خودآزمایی ۶-۱

۱. چگونه می‌توان شبکه‌ی آندوپلاسمی را بررسی کرد؟
۲. چند نوع شبکه‌ی آندوپلاسمی وجود دارد؟ آنها را نام ببرید.

۳. سیستم‌های غشایی درون‌یاخته‌ای را نام ببرید.
۴. منشأ شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف و ناصاف چیست؟
۵. میکروزوم چه ساختاری دارد؟
۶. ترکیب شیمیایی شبکه‌ی آندوپلاسمی چیست؟
۷. سیسترن (سیسترنا) را تعریف کنید.
۸. نقش سیستم سیتوکروم ۴۵۰ ـ P را تعریف کنید.
۹. نقش شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف را شرح دهید.
۱۰. نقش شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف را توضیح دهید.

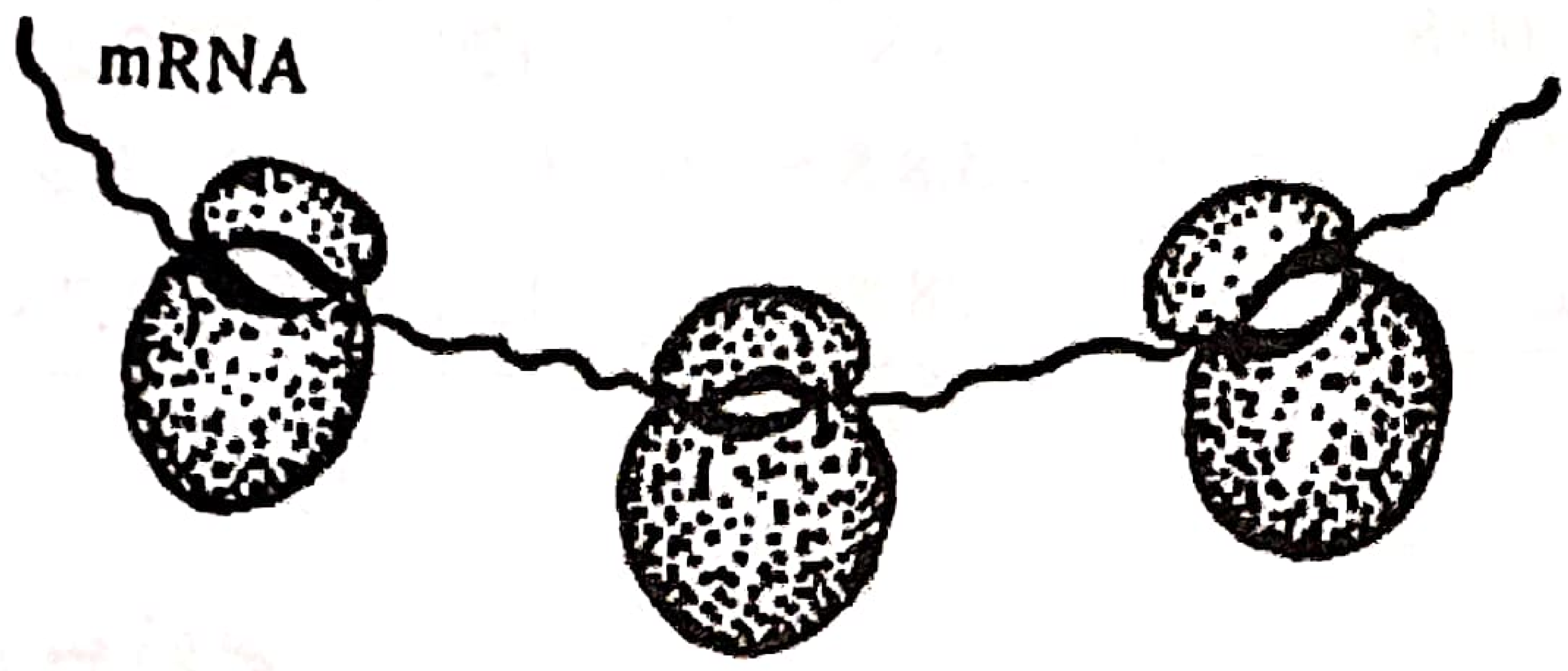
ریبوزوم‌ها

ریبوزوم‌ها ذرات کوچک و کروی شکلی به قطر ۲۲ نانومترند که درسال ۱۹۴۰ کشف شدند و در سال ۱۹۵۳ توسط پالاد[1] در یاخته‌هایی که به‌وسیله‌ی تتروکسید اسمیوم ثابت و رنگ‌آمیزی شده بودند با میکروسکوپ الکترونی مشاهده شدند و در سال ۱۹۵۸ به‌نام ریبوزوم نامگذاری شدند. این ذرات در تمام یاخته‌های پروکاریوت و یوکاریوت، به‌جز گویچه‌های سرخ بالغ پستانداران، وجود دارند. اگرچه تعداد ریبوزوم‌ها در یاخته زیاد است، با این حال تعداد آنها در یاخته‌هایی که پروتئین می‌سازند مانند یاخته‌های کبد و لوزالمعده بیشتر است. ریبوزوم‌ها در بیشتر یاخته‌ها به غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی چسبیده‌اند، اما ریبوزوم‌های آزاد هم ممکن است در سیتوپلاسم دیده شوند. بر اساس ضریب رسوب (S)[2] دو نوع ریبوزوم وجود دارند. ریبوزوم‌های پروکاریوت‌ها با ضریب رسوب ۷۰S ته‌نشین می‌شوند درحالی‌که ضریب رسوب در یوکاریوت‌ها ۸۰S است. ضریب رسوب ریبوزوم‌ها در کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها، همانند پروکاریوت‌ها، ۷۰S است. در هر اشریشیاکولی در حال رشد ۱۵۰۰۰ ریبوزوم وجود دارد. هر ریبوزوم از دو جزء نامساوی تشکیل شده است. اندازه‌ی جزء بزرگ‌تر دو برابر جزء کوچک‌تر است (شکل ۶ـ۳). ریبوزوم‌ها همچنین در هسته دیده می‌شوند. هنگامی که ریبوزوم‌ها

---

1. Palade
۲. Sedimentation coefficient: ضریب رسوب عبارت است از سرعت رسوب یک ذره یا ماده در میدان سانتریفوژ.

به‌وسیله‌ی یک رشته RNAی پیک به یکدیگر متصل می‌شوند، پلی‌زوم[1] یا پلی‌ریبوزوم[2] نام دارند. بدین‌ترتیب هر مولکول اسید ریبونوکلئیک پیک در یک زمان به‌وسیله‌ی چندین ریبوزوم ترجمه می‌شود. اسید ریبونوکلئیک پیک در شکاف بین دو جزء ریبوزوم قرار می‌گیرد. پژوهشگران احتمال می‌دهند که زنجیر پپتیدی تشکیل شده درون یک شکاف یا مجرا در جزء بزرگ‌تر ریبوزوم رشد می‌کند و دیگر اینکه این مجرا به‌صورت پوشش یا غلاف عمل می‌نماید، زیرا ریبوزوم‌ها یک قطعه ۳۰ تا ۴۰ اسیدامینه‌ای را از تجزیه شدن به‌وسیله‌ی آنزیم‌های تجزیه‌کننده‌ی پروتئین (پروتئولیتیک) حفظ می‌کنند.



شکل ۶-۳. پلی‌ریبوزوم

ریبوزوم‌ها ذرات نوکلئوپروتئینی درشتی هستند که پروتئین می‌سازند. در پروکاریوت‌ها، ریبوزوم‌ها حاوی ۶۰٪ اسید ریبونوکلئیک و ۴۰٪ پروتئین‌اند؛ درحالی‌که در یوکاریوت‌ها مقدار پروتئین و اسید ریبونوکلئیک مساوی است. در جزء ریبوزوم در اشریشیاکولی تحت شرایط ویژه‌ای می‌توانند از هم جدا شوند و دو جزء ۳۰s و ۵۰s را به‌وجود آورند. تجزیه‌ی ریبوزوم‌ها و اجزاء آن در پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها در جدول ۶-۲ نشان داده شده است.

ریبوزوم‌های پروکاریوت‌ها به‌خوبی مورد بررسی قرار گرفته‌اند و بیشتر اطلاعات مربوط به ریبوزوم‌های V.S جدا شده از اشریشیاکولی است. مقدار اسید ریبونوکلئیک در این باکتری متغیر است. ریبوزم‌های یوکاریوت‌ها درشت‌ترند و به‌سختی جدا می‌شوند.

---

1. polysome
2. polyribosome

جدول ۶-۲. تجزیه‌ی ریبوزوم‌ها و اجزاء آنها

ریبوزوم	زیر واحدها (اجزاء)	انواع RNA	تعداد بازها	وزن مولکول (برحسب دالتون)	تعداد پروتئین‌ها
پروکاریوت‌ها، باکتری‌ها، جلبک‌های آبی ـ سبز اکتینومیست‌ها و میتوکندری‌ها					
	70 S 30 S	16 S	1541	0.6×10^5	21
	50 S	5.S	120	3.2×10^4	34
		23 S	2904	1.1×10^6	
	یوکاریوت‌ها				
	80 S 40 S	18 S	1900	0.7×10^5	34
	60 S	5 S	120	3.2×10^4	50
		5.8 S	160	5×10^6	
		28 S	4700	1.7×10^5	

اسیدهای نوکلئیک ریبوزومی

اسید نوکلئیک در ریبوزوم به‌صورت اسید ریبونوکلئیک (rRNA) است و درون دو جزء تشکیل‌دهنده‌ی آن به‌صورت کلاف پیچیده و متصل به پروتئین قرار دارد. اسید ریبونوکلئیک ریبوزومی در ساختن پروتئین شرکت دارد. سه نوع اسید ریبونوکلئیک ریبوزومی در پروکاریوت‌ها تشخیص داده شده‌اند که عبارت‌اند از: ۵ s، ۱۶ s و ۲۳ s. جزء ۵۰ s محتوی اسیدهای ریبونوکلئیک ۵ s و ۲۳ s است، درحالی‌که جزء ۳۰ s حاوی اسید ریبونوکلئیک ۱۶ s است. طبق گزارش سنگر[1] و همکارانش، در سال ۱۹۶۸، اسید ریبونوکلئیک ریبوزومی ۵ s از ۱۲۰ نوکلئوتید تشکیل شده است و به شکل Y است. جزء ۱۶ s، ۱۵۴۱ نوکلئوتید دارد که به‌صورت ساختار دوم پنج‌خورده و ۵ بخش را به‌وجود آورده است که هر یک نقش جداگانه‌ای را ایفا می‌کند. بزرگ‌ترین اسید ریبونوکلئیک، نوع ۲۳ s است که در حدود ۲۹۰۴ نوکلئوتید دارد.

ریبوزوم یوکاریوت‌ها دارای چهار نوع اسید ریبونوکلئیک است. اسید ریبونوکلئیک ۱۸ s در جزء ۴۰ s جای دارد، درحالی‌که اسیدهای ریبونوکلئیک ۵ s، ۵/۸ s و ۲۸ s در جزء ۶۰ s قرار دارند. اسیدهای ریبونوکلئیک ریبوزومی بیش از ۸۰٪ کل اسید

1. Sanger

ریبونوکلئیک یاخته را تشکیل می‌دهند. همه‌ی انواع اسید ریبونوکلئیک، غیراز نوع ۵ s در هستک ساخته می‌شوند درحالی‌که نوع ۵ s روی کروموزوم ساخته می‌شود.

پروتئین‌های ریبوزومی

همه‌ی پروتئین‌های ریبوزومی به روش الکتروفورز روی ژل‌پلی‌اکریلامید تشخیص داده شده‌اند. جزء ۳۰ s از ریبوزوم اشریشیاکولی محتوی ۲۱ نوع پروتئین است (s_1 تا s_{21}) و جزء ۵۰ s، ۳۴ پروتئین دارد (L_1 تا L_{34}). همه‌ی پروتئین‌ها با هم متفاوت‌اند، به‌جز S_{20} و L_{26} که در هر دو جزء مشترک است. با استفاده از توپوگرافی[1] این پروتئین‌ها، نقشه‌ی آنها رسم شده است. بعضی از آنها پروتئین‌های اتصالی نخستین نامیده می‌شوند که به نواحی ویژه‌ای از اسید ریبونوکلئیک ریبوزومی متصل شده و الحاق پروتئین‌های دیگر را نیز ممکن می‌سازند.

بازسازی ریبوزوم‌ها

ریبوزوم‌ها متشکل از چندین نوع اسید ریبونوکلئیک و انواع بسیاری پروتئین هستند که همه یا بخشی از آنها می‌توانند از هم جدا شوند و مجدداً با هم ترکیب گردند. سانتریفوژ کردن ریبوزوم‌ها و اجزای آنها در «کلرور سزیم» (CsCl) پنج مولار سبب جدا شدن ۴۰٪ پروتئین آنها می‌شود. دو جزء ۵۰ s و ۳۰ s به ذرات بنیادی غیرفعالی که محتوی اسید ریبونوکلئیک و پروتئین بنیادی هستند تجزیه می‌شوند، در همین حال پروتئین‌های شکافته شده از دو جزء رها می‌گردند (شکل ۶-۴). هنگامی که پروتئین‌های شکافته شده بر ذرات بنیادی اضافه شوند، در دمای ۳۷°C قادرند ریبزوم‌های فعال را بازسازی کنند.

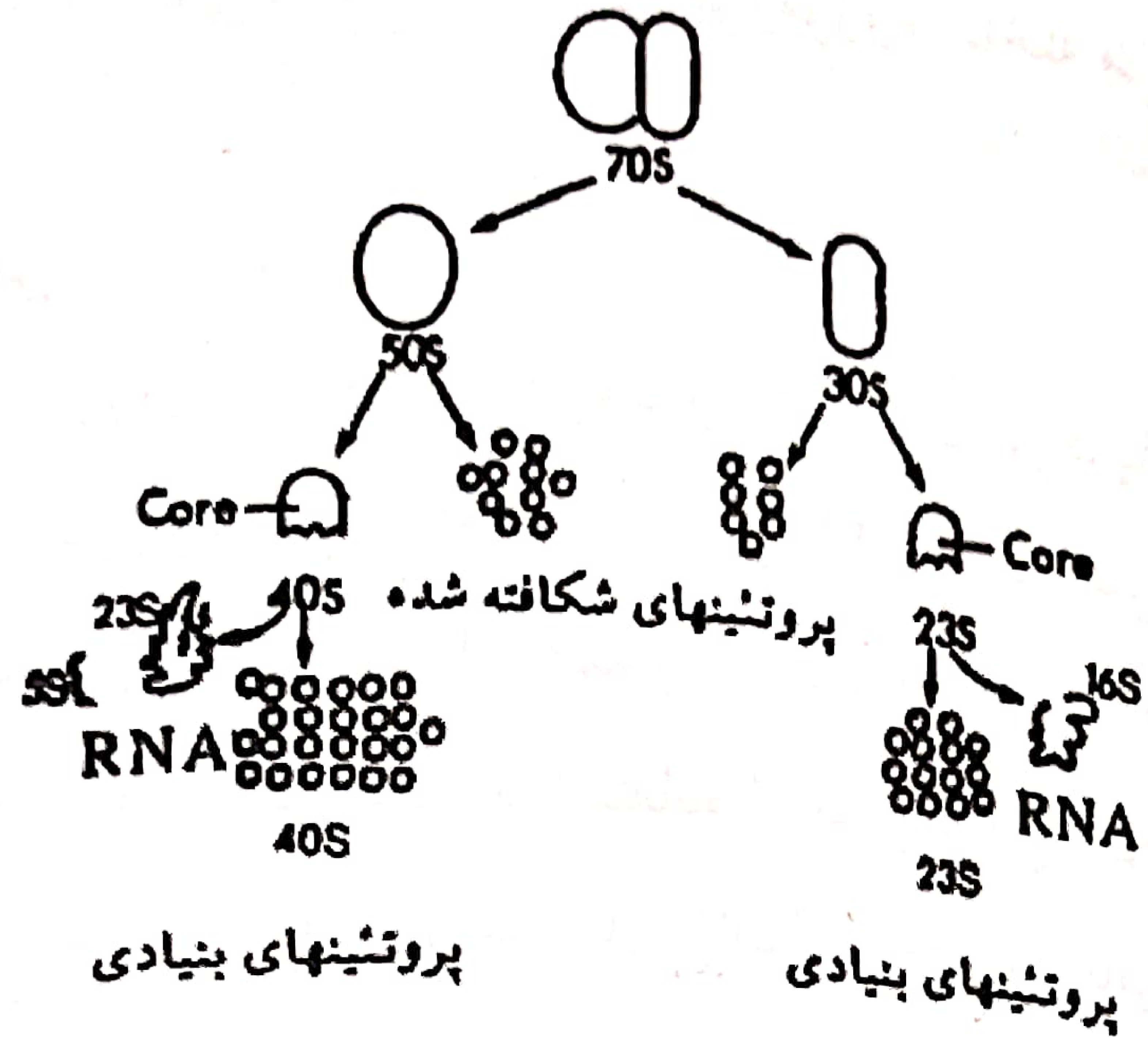
بازسازی ریبوزوم‌های به ما کمک می‌کند تا نقش بعضی از پروتئین‌هایی را که برای فعالیت ریبوزوم‌ها اساسی هستند، تشخیص دهیم. نومورا[2] و همکارانش توانستند بازسازی جزء ۳۰s ریبوزوم اشریشیاکولی را با مخلوط کردن اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی آن، یعنی اسید ریبونوکلئیک ۱۶ s و ۲۱ پروتئین، انجام دهند. بازسازی جزء ۵۰ s هم با

---

۱. Topography: به معنی نقشه‌برداری است.

2. Nomura

روشی اندکی متفاوت صورت گرفت.



شکل ۶-۴. طرح مراحل تجزیه‌ی دو جزء ریبوزوم ۷۰s. توجه داشته باشید که پروتئین‌ها ممکن است به‌صورت پروتئین‌های شکافته شده و پروتئین‌های بنیادی از هم جدا شوند. جزء ۵۰s محتوی اسید ریبونوکلئیک‌های ۲۳s و ۵ s و جزء ۳۰ s دارای اسید ریبونوکلئیک ۱۶s است.

جزء ۳۰ ریبوزوم را می‌توان با به‌کاربردن اوره‌ی چهار مولار و محلول کلرورلیتیم (LiCl) دو مولار به اجزاء تشکیل‌دهنده‌ی آن تجزیه کرد. در این صورت همه‌ی پروتئین‌ها جدا می‌شوند. بازسازی ۳۰s، با قرار دادن اسید ریبونوکلئیک ۱۶ s با دو پروتئین از جزء ۳۰ s، در دو مرحله انجام می‌گیرد. ابتدا اسید ریبونوکلئیک ۱۶ s به بعضی از پروتئین‌های ۳۰ s متصل می‌شود و ذرات حد واسط را به‌وجود می‌آورد. هنگامی که این ذرات در دمای ۴۰°C در حضور پروتئین‌های دیگر ۳۰ s قرار می‌گیرند، جزء ۳۰ s ریبوزوم فعال دوباره تشکیل می‌شود.

منشأ ریبوزوم‌ها

منشأ ریبوزوم‌ها در یوکاریوت‌ها بررسی شده است. هستک محل ساختن اسید ریبونوکلئیک ریبوزومی است، جایی که RNA پلی‌مراز، RNAی پیشتاز را از روی DNAی هسته‌ای نسخه‌برداری می‌کند. سپس RNAی پیشتاز به RNAهای ۱۸ s، ۲۸ s و ۵/۸ s شکسته می‌شود. در این روند تسهیم حدود ۵۰٪ از RNAی پیشتاز، درون

هسته تجزیه می‌گردد. اسیدهای ریبونوکلئیک ۱۸ s، ۵/۸ s و ۲۸ s در هستک ساخته می‌شوند، درحالی‌که ساخت اسید ریبونوکلئیک ۵s روی کروموزوم خارج از هستک صورت می‌گیرد. پروتئین‌های ریبوزومی در سیتوپلاسم ساخته می‌شوند. ترکیبات مختلف به‌طور جداگانه اما خیلی سریع شکافته می‌شوند و در همان زمان پروتئین‌های ریبوزومی از سیتوپلاسم به هستک منتقل می‌گردند. در آنجا با هر یک از اجزاء ۴۰s و ۶۰s ترکیب می‌شوند. ابتدا جزء ۴۰ s به سیتوپلاسم انتقال می‌یابد و در آنجا به mRNA متصل می‌گردد. پس از زمانی کوتاه، جزء ۶۰s از هسته خارج شده تا به مجموعه‌ی ۴۰s و RNAی پیک متصل می‌شود و با RNAی پیک، ترکیب کامل ۸۰ s را تشکیل می‌دهد. نظر بر این است که اسید ریبونوکلیک ۵ s سبب اتصال دو جزء ریبوزوم به یکدیگر می‌شود.

خودآزمایی ۶-۲

۱. ضریب رسوب ریبوزوم‌های پروکاریوت، یوکاریوت، کلروپلاست و میتوکندری را بنویسید.

۲. اسید ریبونوکلئیک ۵ s در کجا ساخته می‌شود و نقش آن چیست؟

۳. در چه شرایطی دو جزء ریبوزوم از هم جدا می‌شوند و مجدداً بازسازی می‌گردند؟

۴. ساختار و نقش ریبوزوم را شرح دهید.

۵. چند نوع اسید ریبونوکلئیک ریبوزومی وجود دارد؟ نام و محل آنها را بنویسید.

۶. چند نوع پروتئین در ریبوزوم اشریشیاکولی وجود دارد؟

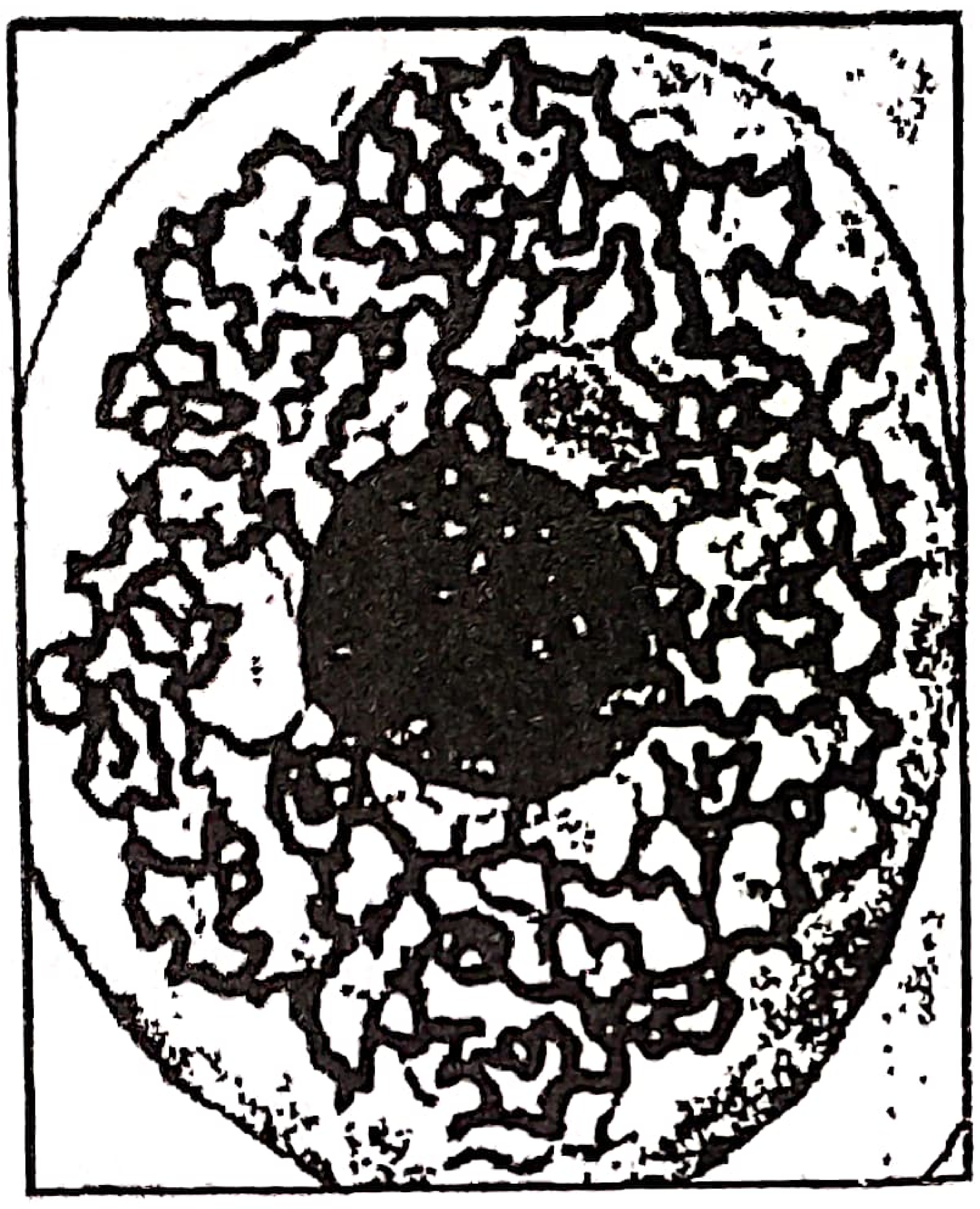
۷. منشأ ریبوزوم چیست؟

دستگاه گلژی

«دستگاه گلژی»[1] در ابتدا به‌وسیله‌ی کامیلوگلژی[2]، چشم‌پزشک ایتالیایی، به سال ۱۸۹۸ تشریح شد (شکل ۶-۵). با آنکه وی این اندامک را دستگاه مشبک درونی نامید، ولی به‌زودی به‌نام او نامگذاری شد و یکی از بحث‌انگیزترین ساختارهای یاخته‌ای گردید،

1. Golgi apparatus
2. Camilllo Golgi

زیرا که دستگاه گلژی به آسانی دیده نمی‌شود و ساختار و موقعیت آن در یاخته متنوع است. گلژی با به‌کاربردن رنگ نقره، روشی برای متمایز ساختن ساختار این دستگاه از بقیه‌ی اجزاء یاخته‌ای ابداع کرد. اما چون ساختار آن در یاخته‌های مختلف تغییر می‌کرد، لذا بسیاری از پژوهشگران این تغییر ساختاری را نتیجه‌ی به‌کار بردن مواد شیمیایی و رنگ‌ها، یعنی حالتی مصنوعی می‌دانستند. این بحث به جایی نرسید تا اینکه ساختار گلژی به‌وسیله‌ی میکروسکوپ الکترونی، در سال ۱۹۵۰، مشاهده و تشریح شد.



شکل ۶-۵. «دستگاه مشبک درونیِ» یاخته که نخستین بار توسط کامیلوگلژی در سال ۱۸۹۸ گزارش شد.

ساختار دستگاه گلژی

دستگاه گلژی ساختار پیچیده‌ای متشکل از وزیکول‌های تختی است که هر یک از آنها را سیسترنا گویند. سیسترنا کیسه‌ای است محتوی مایع که شکل آن از حفره‌های پهن و مسطح تا منشعب و مشبک و حفره‌های کروی منفرد تغییر می‌کند. هر کیسه را یک جسم گلژی گویند. یاخته‌های جانوری ۱۰ تا ۲۰ جسم گلژی دارند، درحالی‌که در یاخته‌های گیاهی ممکن است چند صدجسم گلژی وجود داشته باشند. در بعضی موارد، واژه‌ی «دستگاه» به دیکتیوزوم منفرد همراه با حفره‌های زیاد کوچکی که آن را احاطه کرده‌اند اطلاق می‌شود. در موارد دیگر، به اجتماع دیکتیوزوم‌ها که در عمل به هم مربوط‌اند گفته می‌شود. دستگاه گلژی در بیشتر یاخته‌ها از لایه‌ی حفره‌های پهن و

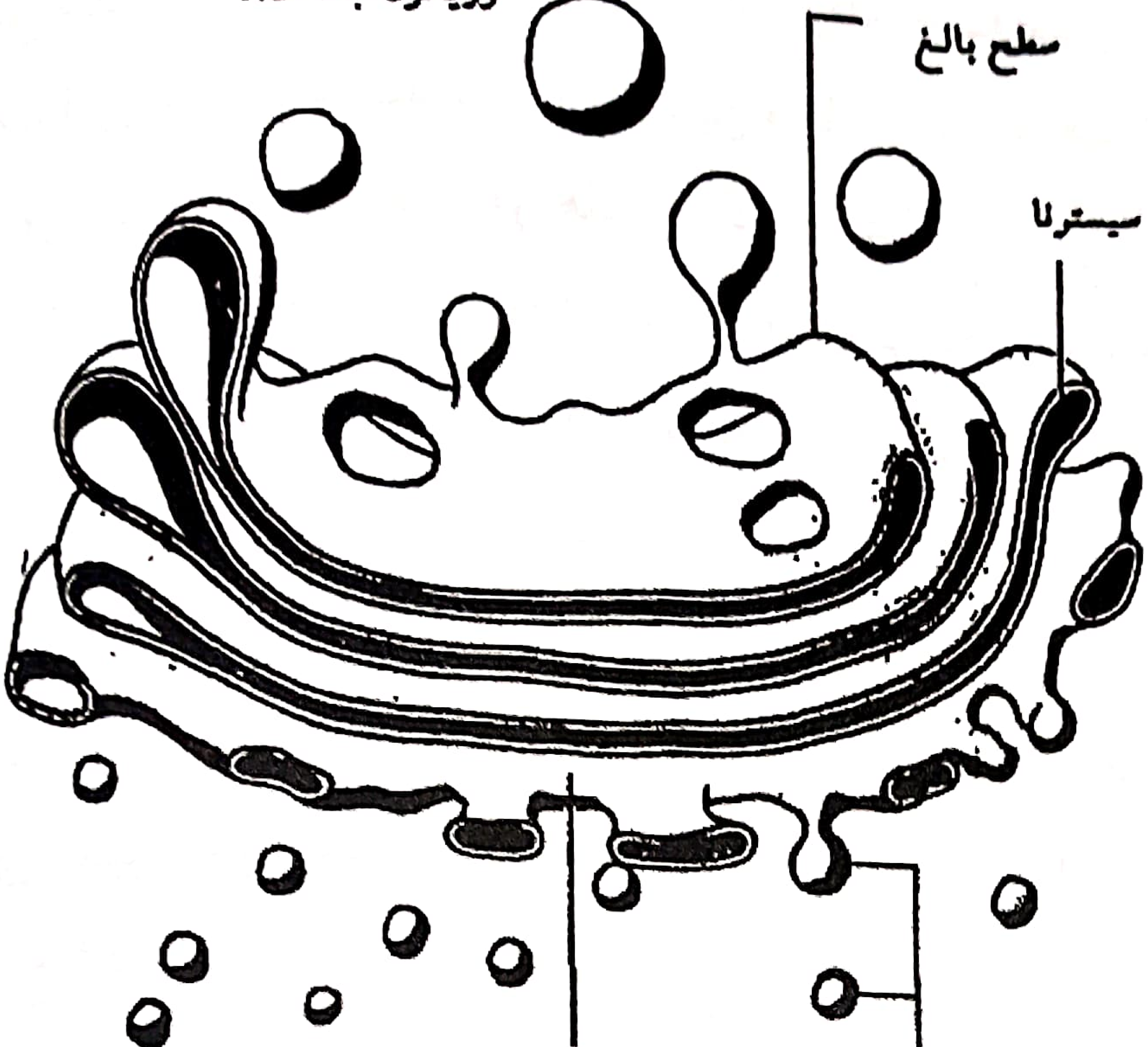
مسطح تشکیل شده است. این لایه‌ها به‌ترتیب قرار گرفته‌اند به‌طوری که حفره‌های کوچک که منشأ وزیکول‌ها هستند در نزدیک‌ترین محل به غشای هسته‌ای یا شبکه‌ی آندوپلاسمی قرار دارند درحالی‌که حفره‌های بزرگ در نقطه‌ی مقابل آن جای گرفته‌اند. کیسه‌های وزیکولی (حفره‌های کیسه مانند) که به هسته نزدیک‌ترند، لایه‌های جدید دستگاه گلژی هستند و به این جهت آنها را «سطح نابالغ» گویند. درحالی‌که حفره‌هایی که نزدیک‌تر به غشای پلاسمایی قرار دارند بخش بالغ دستگاه را تشکیل می‌دهند. غشایی که حفره‌های را احاطه کرده است صاف و بدون ریبوزوم است. دستگاه گلژی دارای سه بخش مختلف است که قابل بحث‌اند: ۱. سیسترنا[1]، ۲. دیکتیوزوم[2]، ۳. خود دستگاه گلژی. تغییر شکل دستگاه گلژی نظریه‌ای است که بر اساس تغییرات فعالیت یاخته‌ای مطرح شده است.

۱. سیسترناها (سیسترنه) در ابتدا حفره‌های کروی نسبتاً کوچکی هستند. بعضی از آنها در مراحل بعدی به کیسه‌های مسطح یا عناصر لوله‌ای شکل تبدیل می‌گردند آنهایی که مسطح می‌شوند ممکن است در پیرامون خود منفذ پیدا کنند، لذا آنها را سوراخ‌دار گویند، و نیز ممکن است لوله‌هایی را تشکیل دهند که به طرف خارج ادامه یابند (شکل ۶-۶). انتهای انشعابات لوله‌ای ممکن است با یکدیگر یکی شده یا پهن شوند. هنگامی که انتهای این انشعابات بالغ می‌شوند، غالباً جدا شده و حفره‌های ترشحی را تشکیل می‌دهند.

۲. دیکتیوزوم مجموعه‌ای از سیسترناهاست و به‌عنوان یک واحد عمل می‌کند (شکل ۶-۶). سیسترنا در یک انتهای صفحه تشکیل شده، سپس بالغ می‌شود و به‌صورت حفره در انتهای دیگر توده آزاد می‌گردد. اندازه و تعداد دیکتیوزوم‌ها در یاخته‌ها مختلف براساس فعالیت متابولیسمی هر یاخته تغییر می‌کند. گزارش شده است که برخی یاخته‌ها تنها یک دیکتیوزوم دارند، درحالی‌که برخی دیگر ممکن است صدها دیکتیوزم داشته باشند. چون یکی از نقش‌های دستگاه گلژی ترشح مواد است، لذا انتظار می‌رود که اندازه و گاهی تعداد دیکتیوزوم‌ها هنگام فعالیت یاخته‌ای، یعنی ترشح مواد، افزایش یابد.

---

1. cisternae
2. dictyosome

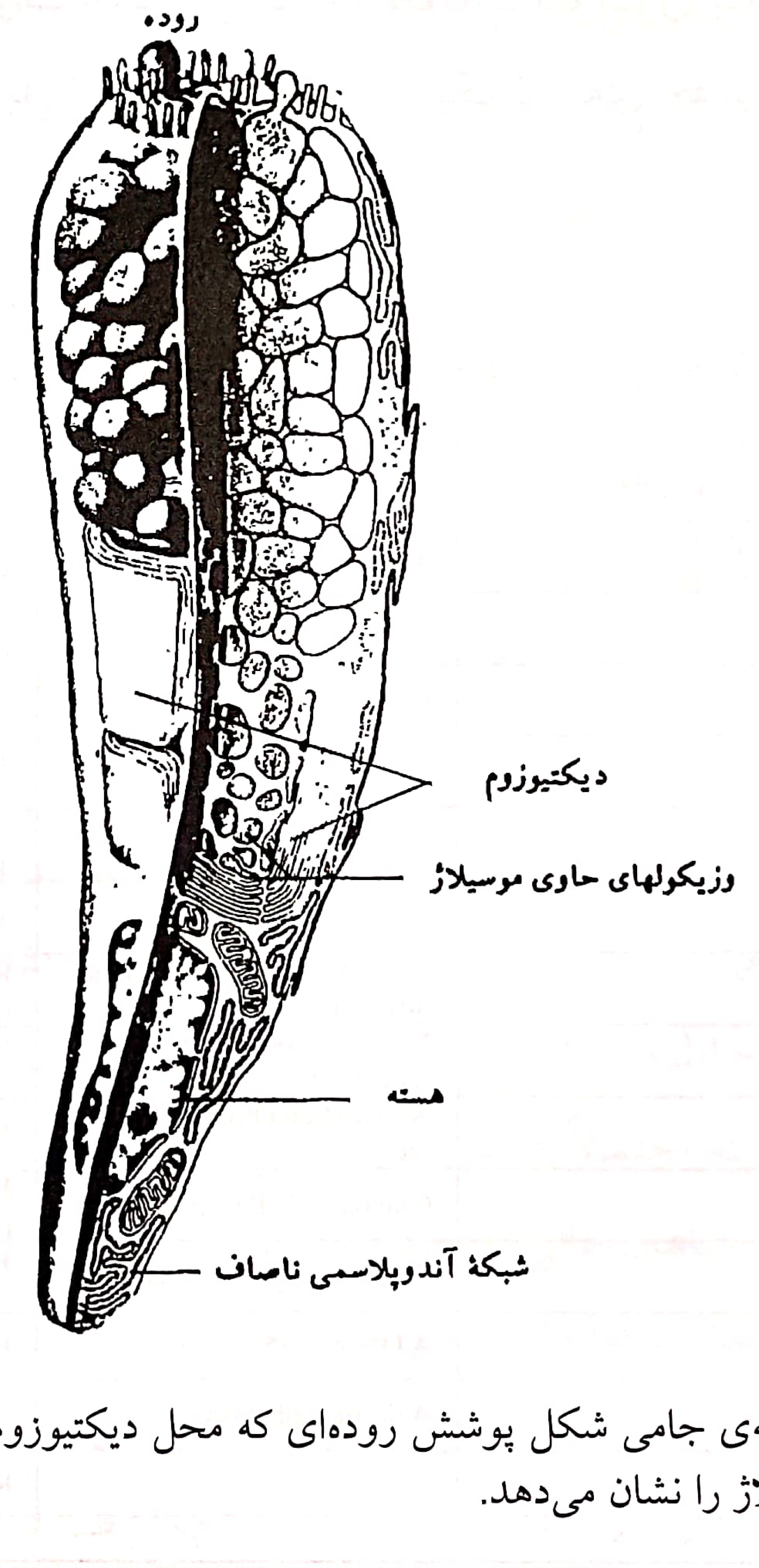


شکل ۶-۶. طرح ساختاری دستگاه گلژی براساس مطالعات با میکروسکوپ الکترونی

در یاخته‌های گیاهی، تعداد دیکتیوزوم‌ها هنگام تقسیم یاخته‌ای افزایش حاصل می‌کند زیرا موادی را جهت تشکیل دیواره‌ی بین‌یاخته‌ای ترشح می‌کنند. سپس این دیواره به دیواره‌ی یاخته‌ای تبدیل شده و دو یاخته‌ی جدید را از هم جدا می‌سازد. در یاخته‌های جامی شکل پوشش روده‌ای، دیکتیوزوم منفرد ا ست، اما هنگام گوارش اندازه‌ی آن به‌طور چشم‌گیری افزایش می‌یابد. محل دیکتیوزوم در یاخته مانند تعداد و اندازه‌ی آن متغیر است. بیشتر آنها، اغلب به‌طور تصادفی پراکنده می‌شوند، درحالی‌که در برخی حالات، محل دیکتیوزوم بستگی به فعالیت ویژه‌ی یاخته دارد. به‌عنوان نمونه، در یاخته‌های گیاهی در حال تقسیم تعداد دیکتیوزوم‌ها نزدیک محل تشکیل دیواره‌ی بین‌یاخته‌ای بسیار زیاد است. دیکتیوزوم‌ها در یاخته‌های جامی شکل پوشش روده‌ای، نزدیک محلی قرار گرفته‌اند که در آن دانه‌های حاوی موسیلاژ قبل از ترشح ذخیره شده‌اند (شکل ۶-۷).

ترکیب شیمیایی دستگاه گلژی

دستگاه گلژی به‌وسیله‌ی تکنیک سانتریفوژ افتراقی از بقیه‌ی اندامک‌ها جدا شده و ترکیب شیمیایی آن با شبکه‌ی آندوپلاسمی مقایسه گردیده است. غشای دستگاه گلژی از ۶۰٪ پروتئین و ۴۰٪ لیپید تشکیل شده است. شبکه‌ی آندوپلاسمی، در مقایسه با دستگاه گلژی، پروتئین کمتری دارد ولی فسفولیپید آن اندکی بیشتر است. فسفولیپید در دستگاه گلژی جانوری به‌صورت فسفاتیدیل‌کولین[1] است، درحالی‌که در یاخته‌های گیاهی اسید فسفاتیدیک و فسفاتیدیل‌گلیسرول وجود دارند. کربوهیدرات‌ها به‌صورت گلوکوز، گالاکتوز، گلوکوزامین، مانوز و فروکتوز دیده می‌شوند. یاخته‌های گیاهی، علاوه بر این کربوهیدرات‌ها، پنتوز و قندهای ویژه نیز دارند.



شکل ۶-۷. یاخته‌ی جامی شکل پوشش روده‌ای که محل دیکتیوزوم‌ها (اجسام گلژی) و دانه‌های موسیلاژ را نشان می‌دهد.

1. Phosphatidylcholine

دستگاه گلژی همچنین حاوی آنزیم‌هاست. گلیکوزیل ترانسفراز[1]ها به مقدار زیادی در آنها وجود دارند و نقش آنها انتقال الیگوساکاریدها به عناصر پروتئینی است. عالوه بر این آنزیم‌ها، آنزیم‌های دیگری مانند تیامین پیروفسفاتاز و اسید فسفاتاز و چندین هیدرولاز از نوع لیزوزوم نیز در دستگاه گلژی وجود دارند.

آنزیم‌ها

دستگاه گلژی مقدار زیادی آنزیم دارد که در بخش‌های دیگر یاخته نیز دیده می‌شوند. در جدول ۶-۲، آنزیم‌های موجود در دستگاه گلژی یاخته‌های جانوری نشان داده شده‌اند. این دستگاه حاوی مقدار زیادی گلیکوزیل ترانسفراز است که موجب انتقال گلوکوز از «یوریدین‌دی‌فسفات‌گلوکوز» (UDP ـ گلوکوز) به پروتئین مناسب آن می‌شود. فعالیت گلیکوزیل ترانسفرازها به‌عنوان یک نشانه‌ی حقیقی برای دستگاه گلژی مورد تأیید همگان است.

جدول ۶-۳. آنزیم‌های دستگاه گلژی در یاخته‌های جانوری (حفظ کردنی نیست)

طبقه‌بندی آنزیم‌ها	نقش	آنزیم‌ها	فعالیت ویژه
Glyeosyltransferaseo (marker enzymes)	Glyeoprotein synthesis: glycosylation	Sialyl transferase	Transfers slalle acld frem CMP. Slalle acld
		Galactosyl transferase	Transfers galactose to Mplds of Proteins
		UDP – galsctoss	Transfers galactese to prolelu of carbohydrate
		N – acetylglucosamine galac – tosyl tranuersse	Transfere N– acetylglucosamine – 1 phosphate
		Sulphotransferase	Transfers gulphate from activated donor
		Lysoteckhln acykram. Ferase	Tramsfer of phosphaudyl group
		Glycerophosphate phospha – tidyl transferase	Removal of addiuon of hydrxgen
		NADH cytochrome C reduetase	Romoval of addiuon of hydrogen
		NADPH ctochrome C reduclase	Removal of phosphate
		Glucose - & Phospharase	Hydrotysls of Inorganle pytophos phate
		Thlamlne pyrophosphatase	Removal of addiuon of phosphate
		ATPase	Removal of phocphate
		Acld phosphatase	Removal of non – specincfally acld chales from phosphollpids
			Removal of fally acld chahs

1. Glycosyt transferase

خودآزمایی ۶-۳

۱. جسم گلژی چیست؟
۲. بخش‌های بالغ و نابالغ دستگاه گلژی را تعریف کنید.
۳. دیکتیوزوم چگونه به‌وجود می‌آید؟
۴. آیا تعداد، اندازه و محل دیکتیوزوم‌ها ثابت است؟ در این باره توضیح دهید.
۵. چرا تعداد دیکتیوزوم‌ها هنگام تقسیم یاخته‌های گیاهی افزایش می‌یابد؟
۶. آنزیمی که نشانه‌ی حقیقی دستگاه گلژی است کدام است و نقش آن چیست؟

منشأ دستگاه گلژی

در مورد خاستگاه دیکتیوزوم‌ها سه نظریه وجود دارد: ۱. از وزیکول‌هایی که خود از شبکه‌ی آندوپلاسمی یا غشای هسته‌ای به‌وجود آمده‌اند، ۲. پیدایش از ساختارهای دیگر یا وزیکول‌های موجود در سیتوپلاسم، ۳. پیدایش از تقسیم دیکتیوزوم‌های پیشین، نمونه‌هایی که با میکروسکوپ الکترونی تهیه شده‌اند این نظریه را تأیید می‌کنند که وزیکول‌ها از بخش بیرونی دیواره‌ی هسته یا شبکه‌ی آندوپلاسمی منشأ می‌گیرند و سپس به سوی دیکتیوزوم حرکت می‌کنند و سپس سیسترناهای آن ساختار را تشکیل می‌دهند و در نتیجه در رشد آن شرکت می‌کنند. با این حال، در مورد اینکه تمام دستگاه دیکتیوزوم از وزیکول‌هایی به‌وجود می‌آیند که چنین خاستگاهی دارند، شواهد کافی وجود ندارد.

وزیکول‌های کوچک در بخش‌هایی از سیتوپلاسم متراکم می‌شوند که عاری از ریبوزوم‌اند و لذا «نواحی محروم» نامیده می‌شوند. این نواحی اغلب به‌وسیله‌ی غشاهای شبکه‌ی آندوپلاسمی احاطه شده و یا در مجاور غشای هسته واقع‌اند. همچنین دیکتیوزم‌های کوچک که احتمالاً در مراحل ابتدایی شکل‌گیری هستند، در این منطقه پیدا می‌شوند. دانه‌های گیاهان عالی که قبل از رویش تا مدتی زندگی غیرفعال دارند، معمولاً دستگاه گلژی ندارند اما دارای «نواحی محروم» با اجتماعی از این وزیکول‌های کوچک هستند. فتومیکروگراف از مراحل ابتدایی جوانه زدن، به گسترش دیکتیوزوم‌ها در این نواحی محروم اشاره می‌کند و رشد دیکتیوزوم‌ها مصادف با محو شدن اجتماع

وزیکول‌هاست.

مطالعه‌ی مراحل رشد دیکتیوزوم‌ها از وزیکول‌های نواحی محروم، در اوویست[1] قورباغه امکان‌پذیر است. با وجود این، آر ـ وارد[2]، و ای ـ وارد[3]، نمونه‌هایی تهیه شده به‌وسیله‌ی میکروسکوپ الکترونی را چنین توضیح دادند که وزیکول‌ها بیشتر به‌طور جدید از رشته‌های ظریف نواحی محروم به‌وجود می‌آیند تا از وزیکول‌های کوچکی که از شبکه‌ی آندوپلاسمی حاصل شده‌اند. مراحل ابتدایی احتمالاً به سنتز پروتئین بستگی دارد. در استابولاریا[4] (نوعی جلبک سبز) نشان داده شده است که اکتینومایسین‌دی (بازدارنده‌ی سنتز پروتئین) از تشکیل پیش مراحل دیکتیوزم جلوگیری می‌کند.

در گیاهان و جانوران، هنگام تقسیم یاخته‌ای، تعداد دیکتیوزوم‌ها افزایش می‌یابد و پس از تقسیم، تعداد آنها در هر یاخته دختر برابر با تعداد دیکتیوزوم‌های والدین قبل از عمل تقسیم است. شواهد مستقیم برای تقسیم دیکتیوزوم‌ها وجود ندارد. دیکتیوزوم‌ها در مراحل تقسیم میتوزی وجود دارند و می‌توان آنها را مشاهده کرد. فیلم‌هایی که از مراحل پیاپی تهیه شده‌اند نشان می‌دهند که دیکتیوزوم‌ها در مراحل متافاز و آنافاز بیشتر از مراحل دیگر در چرخه‌ی یاخته‌ای هستند، اما منشأ اندامک‌های اضافه شده روشن نیست. بسیاری از پژوهشگران دیکتیوزوم‌های جفت شده را مشاهده کرده‌اند، اما هنوز به‌درستی معلوم نیست که این جفت شدگی نتیجه‌ی شکافتن یک دیکتیوزم بزرگ است یا نه. تقسیم دیکتوزوم‌ها با مشاهده‌ی جلبک‌های چندهسته‌ای به‌نام برتویدیوم گرانولاتوم[5] در تقسیم میتوز تأیید شده است. درست قبل از تشکیل دوک درهر قطب یاخته، یک دیکتیوزوم دیده می‌شود ولی در مرحله‌ی آخر متافاز تعداد آنها دوبرابر می‌گردد. دو دیکتیوزوم با سانتریولی که بین آنها وجود دارد در پایین هر دوک دیده می‌شوند.

چون امکان مشاهده‌ی دستگاه گلژی زنده به‌طور واضح وجود ندارد، لذا دنبال کردن مراحل رشد یک دیکتیوزوم امکان‌پذیر نیست. هنگام رشد تتراهیمناپیری

---

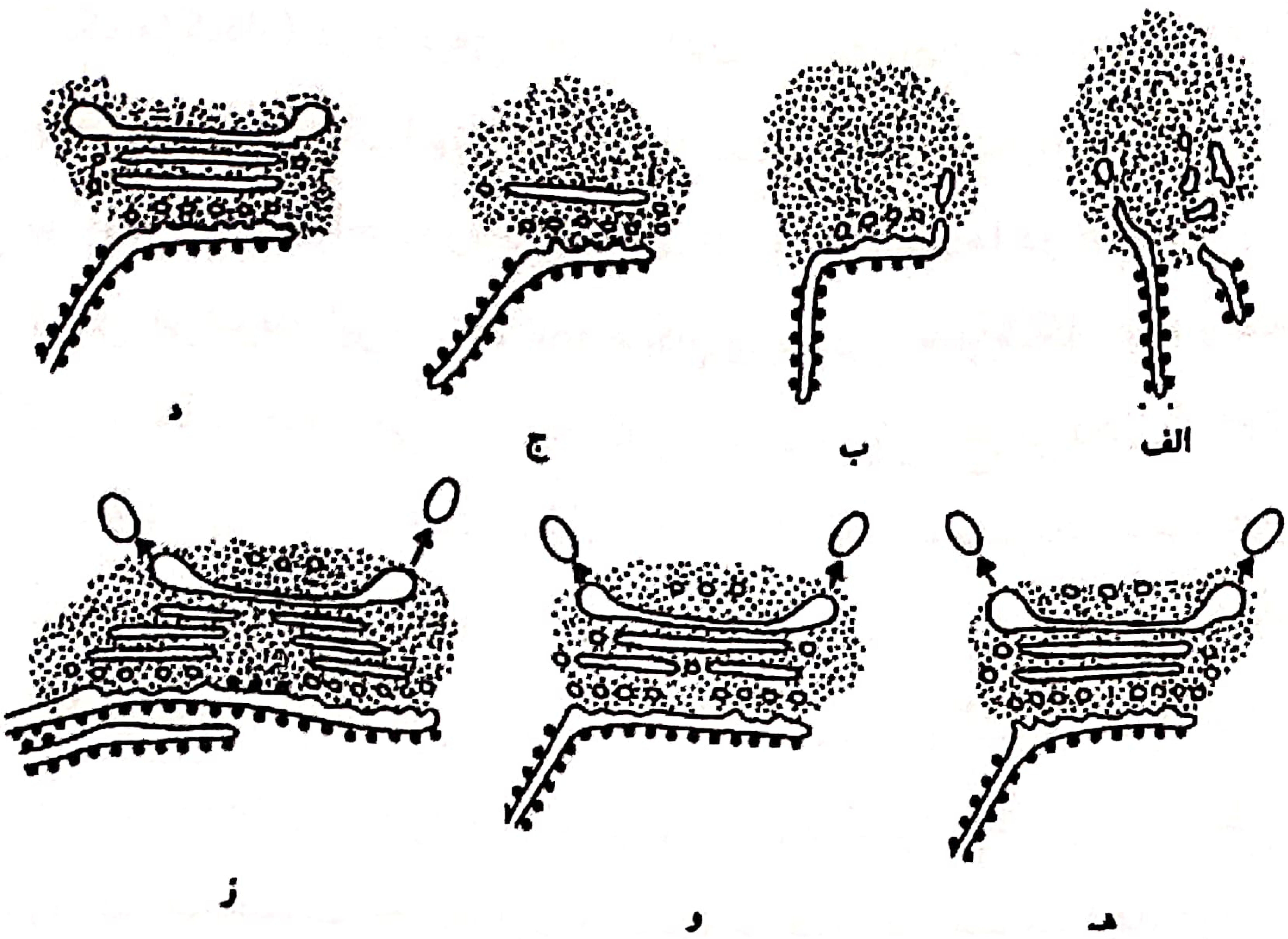
1. oocyte
2. R. ward
3. E. ward
4. Acetabularia
5. Bothridium granulatum

فورمیس[1] (یک مژک‌دار) در ناحیه‌ی دهانی یاخته، سیسترناهای منحصربه‌فرد صافی با لوله‌هایی کوچکی که در میان آنها وجود دارند. هنگامی که یاخته‌ها در مرحله‌ی گرسنگی (و مرحله‌ی استراحت رشد) هستند، لایه‌های تیغک‌ها در همان ناحیه ظاهراً از سیسترنا تشکیل می‌شوند. این سیسترناها هنگام پیوستگی تغییر شکل داده و به‌صورت دستگاه گلژی معمولی ظاهر می‌شوند. هنگامی که پیوستگی رخ می‌دهد و یاخته‌ها به وضعیت رشد و تغذیه برمی‌گردند، دستگاه گلژی ناپدید و سیسترنای منفرد دوباره ظاهر می‌شوند.

اجتماع دیکتیوزوم‌ها جهت تشکیل دستگاه پیچیده‌ی گلژی می‌تواند نتیجه‌ی جمع‌شدن دیکتیوزوم‌های موجود یا چند برابر شدن دیکتیوزوم‌ها در یک سطح محدود باشد. امروزه اکثر مشاهدات حالت اول را تأیید می‌کنند. در اسپرماتیدها، دیکتیوزوم‌ها هنگام رشد، سریعاً جفت می‌شوند تا دستگاه گلژی اکروزوم را تشکیل دهند. هنگام تشکیل زئوسپور[2] در قارچ انگلی، دیکتیوزوم‌های پراکنده شده، در یاخته دور هم جمع می‌شوند. مشاهدات به عمل آمده در یاخته‌های پستانداران بیانگر آن‌اند که دیکتیوزوم‌ها اغلب نزدیک هسته ظاهر می‌شوند و به بخش‌های دیگر یاخته مهاجرت می‌کنند.

تمایز دیکتیوزوم و دستگاه گلژی اغلب به موازات تنوع یاخته‌ای انجام می‌گیرد. در یاخته‌های جنینی جگر، دستگاه گلژی از سیسترناهای لوله‌ای شکل ساخته شده است. همچنان‌که یاخته‌ها بالغ و متمایز می‌گردند، سیسترناهای صفحه مانند شکل می‌گیرند و پس از این مرحله، وزیکول‌های ترشحی در کناره‌های بیرونی سیسترنا تشکیل می‌شوند. این توالی در شکل ۶ـ۸ نشان داده شده است.

1. Tetrahymena pyriformis
2. zoospore



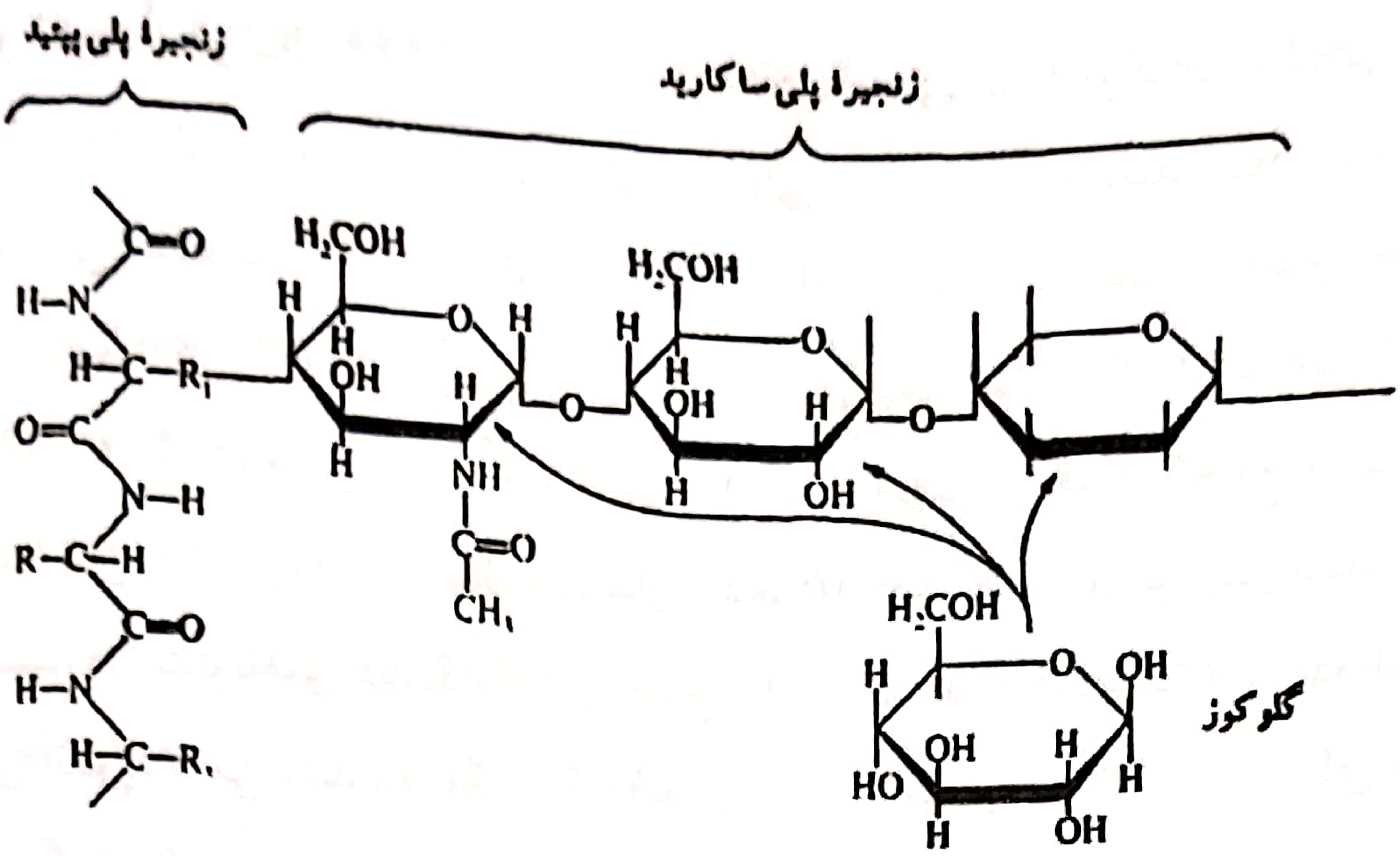
شکل ۶-۸ طرز تشکیل جسم گلژی از شبکه‌ی آندوپلاسمی (الف، ب) و مراحل بعدی رشد: ج، د) سیسترناهای لایه‌لایه، ه) تشکیل وزیکول‌های ترشحی، (و، ز) تقسیم.

نقش دستگاه گلژی

دستگاه گلژی در مراحل مختلف زندگی یاخته‌های گوناگون نقش دارد. اما به‌طور کلی فعالیت آن با ترشح یاخته‌ای یا تغییرات غشا همراه است. سومین نقش دستگاه گلژی تغییر پروتئین هنگام تشکیل نهایی گلیکوپروتئین است که با دو نقش اول در ارتباط است.

دو سری آزمایش برای نشان دادن نقش ترشحی دستگاه گلژی انجام شده است. ال.کارو[1] و جی.پالاد[2] در سال ۱۹۶۴ نشان دادند که دستگاه گلژی در یاخته‌های انگشتی شکل لوزالمعده در بسته‌بندی کردن آنزیم‌های پیشتاز در دانه‌های زیموژن[3]، قبل از اینکه ترشح شوند، دخالت دارند. این دو دانشمند، اسیدآمینه‌ی نشاندار شده را به موش تزریق کردند و با اتورادیوگرافی مسیر حرکت نشانه را ردیابی کردند. این نوع آزمایش ردیابی نشانه نام دارد زیرا اسیدامینه‌ی نشاندار شده را که برای مدت کوتاهی به محیط

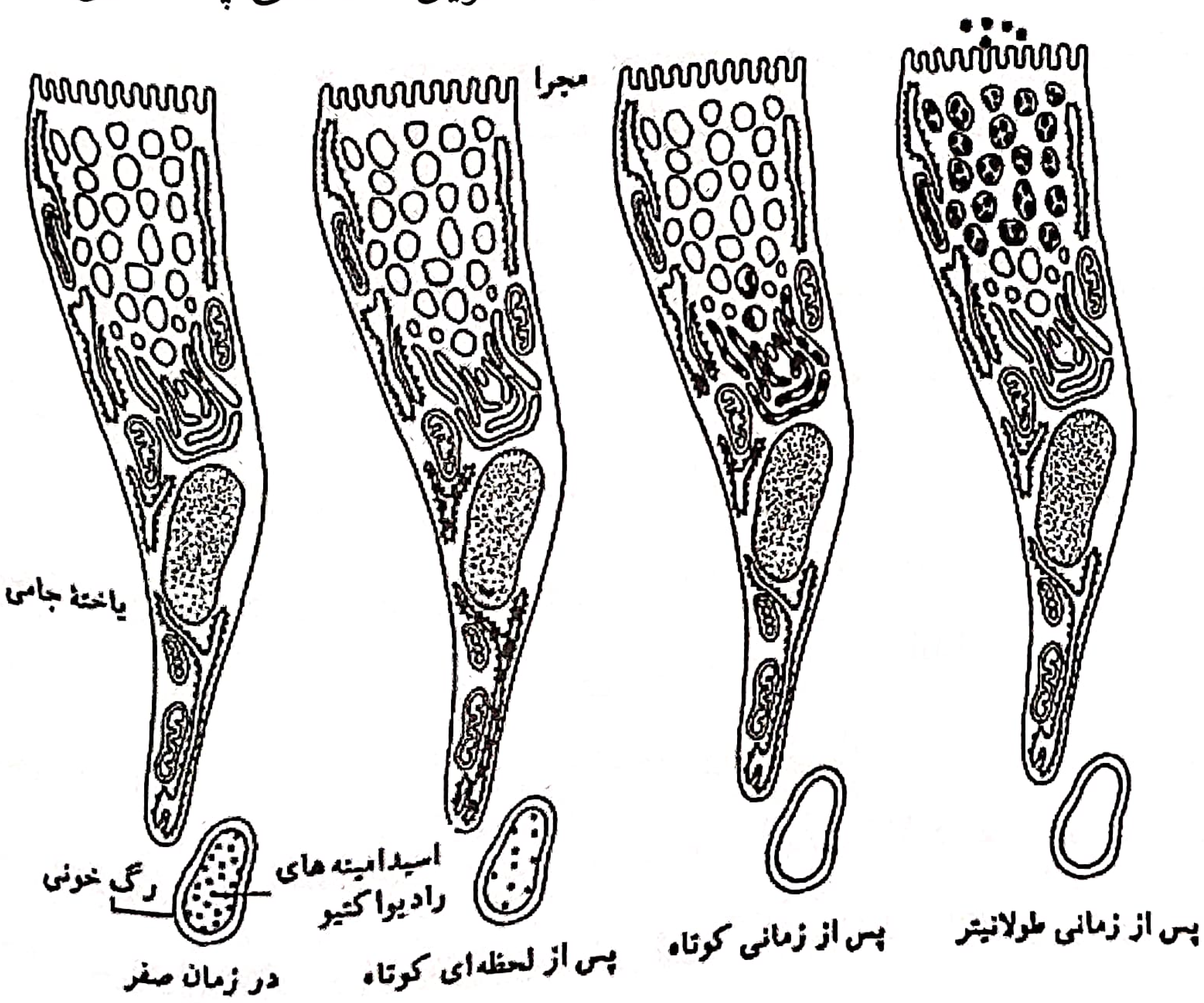
1. L. Caro
2. G. Palade
3. Zymogen



شکل ۶-۹. ماده‌ی مخاطی گلیکوپروتئینی: نمایش پیوند زنجیره‌ی جانبی پلی‌ساکارید به زنجیره‌ی پلی‌پپتید. این زنجیره از مشتقات مختلف گلوکز تشکیل شده است.

کشت اضافه گردیده، بلافاصله با افزودن اسیدآمینه‌ی بدون نشانه در مدت طولانی پیگیری می‌شود. در این موارد از آنجا که متابولیسم اسیدامینه و سنتز پروتئین قطع نشده است، لذا می‌توان سرنوشت سوخت و سازی متابولیسمی اسیدامینه‌ی نشاندار شده را در طول زمان در یاخته، پیگیری کرد. هنگام که اسیدامینه به مدت ۳ دقیقه در معرض رادیواکتیو قرار گرفت. چنانکه انتظار می‌رفت، مواد نشاندار منحصراً در شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف دیده شدند، زیرا ریبوزوم‌های روی این شبکه محل سنتز پروتئین است. پس از این مرحله، اسیدامینه‌ی بدون نشانه به مدت ۱۷ دقیقه به محیط افزوده شد. اگرچه مانند قبل مقداری مواد رادیواکتیو در شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف دیده شد، ولی بیشتر مواد نشاندار در دستگاه گلژی وجود داشتند. هنگامی که پیگیری مراحل برای ۱۰۰ دقیقه‌ی دیگر ادامه یافت، تقریباً همه‌ی مواد نشاندار از شبکه‌ی آندوپلاسمی و دستگاه گلژی خارج شده و در دانه‌های زیموژن و فضای بیرونی یاخته قرار داشتند، یعنی محتویات وزیکولی در غشای پلاسمایی آزاد شده بودند. این آزمایش‌های نشان دادند که مسیر اسیدامینه، ابتدا در پروتئین شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف است و سپس این پروتئین‌ها به سیسترناهای دستگاه گلژی و بعد به دانه‌های زیموژن انتقال می‌یابند.

نوترا[1] و لبلوند[2]، در سال ۱۹۶۶، با به‌کار بردن تکنیک‌های اتورادیوگرافی مشابهی، ترشح مخاط از یاخته‌های جامی شکل پوشش روده‌ای را بررسی کردند، ماده‌ی مخاطی، گلیوپروتئینی است که در آن گلوکوز و مشتقات آن به یکدیگر متصل شده و زنجیره‌ی جانبی پلی‌ساکارید را در مولکول پروتئین تشکیل می‌دهد (شکل ۶-۹). در این آزمایش گلوکوزی که باتریتیوم (تریسیوم[3]) نشاندار شده بود، جهت پی‌گیری تجمع و سرنوشت گلیکوپروتئین به‌کار برده شد. مواد نشاندار شده، ۱۵ دقیقه پس از تزریق قند نشاندار شده بیشتر در سیترناهای دستگاه‌گلژی جمع شدند. این مواد قندی نشاندار در ابتدا وارد شبکه‌ی آندوپلاسمی نشدند، بلکه ۲۰ دقیقه پس از پیگیری، در وزیکول‌های مخاطی مشاهده گردیدند و بعد از ۴ ساعت، بیشتر آنها از طریق غشاهای پلاسمایی در فضاهای



شکل ۶-۱۰. وارد شدن اسیدهای آمینه در پروتئین‌های ترشحی از طریق یاخته‌های جامی شکل روده. اسیدهای آمینه، برای سنتز پروتئین، توسط جریان خون وارد شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف می‌شوند. این پروتئین‌ها به‌دستگاه گلژی می‌روند تا در وزیکول‌ها قرار گیرند. گلیکولیزاسیون پروتئین در دستگاه گلژی صورت می‌گیرد. وزیکول‌ها از سطح بالغ دستگاه گلژی جدا می‌شوند و به طرف غشای پلاسمایی حرکت می‌کنند و در آنجا مواد خود را در مجرای روده‌ای رها می‌سازند.

1. M. Neutra
2. C.P. Leblond
3. Tritium: ایزوتوپ هیدروژن رادیو اکتیو با جرم اتمی ۳ (^3H).

بین‌یاخته‌ها آزاد شدند . این آزمایش نه تنها مسیر گلوکوز را در یاخته نشان می‌دهد، بلکه مراحل نهایی تجمع گلیکوپروتئین را در دستگاه گلژی آشکار می‌سازد. شکل ۶-۱۰ نقش اصلی دستگاه گلژی در بسته‌بندی پروتئین‌های نوساخته در وزیکول‌های آماده‌ی ترشح را در یاخته‌ی جامی شکل پوشش روده، نشان می‌دهد. تجمع مولکول‌های درشت در دستگاه گلژی منحصر به یاخته‌های جامی نیست. یاخته‌های غضروفی، گلیکوپروتئین را در سیسترناهای دستگاه گلژی جمع می‌کنند. مواد پکتینی و سلولوزی برای تشکیل صفحه‌ی یاخته‌ای یا دیواره‌ی یاخته‌ای، در دستگاه گلژی تشکیل می‌شوند.

شرکت دستگاه گلژی در رشد و تغییر غشای یاخته‌ای بخوبی به اثبات رسیده است. اما در حال حاضر به‌روشنی معلوم نشده است که این دستگاه در سنتز غشای یاخته تا چه حد دخالت دارد. غشای پلاسمایی به دلیل داشتن ترکیبات بیشتری از فسفولیپید و استرول، ضخیم‌تر از غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی یا دستگاه گلژی است. ضخامت غشای گلژی حد واسط بین دیواره‌ی نازک شبکه‌ی آندوپلاسمی و غشای ضخیم پلاسمایی به نظر می‌رسد. در یاخته‌هایی چون تریکونمفا[1] (یک پروتوزوآ)، هنگام گرسنگی، دیکتیوزوم‌ها و بسیاری از غشاهای شبکه‌ی آندوپلاسمی محو می‌شوند. پس از تغذیه، ابتدا غشاهای شبکه‌ی آندوپلاسمی دوباره ظاهر می‌شوند و سپس وزیکول‌ها از این غشاها شکل می‌گیرند. وزیکول‌ها انشعاب پیدا کرده و سیترناها را تشکیل می‌دهند. سیسترناها با گذشت زمان به‌صورت دیکتیوزوم درمی‌آیند و سپس مهاجرت بیرونی‌ترین سیسترناها به سوی غشای پلاسمایی و ترکیب آن با غشا مشاهده می‌شود. به نظر می‌رسد که پروتئین‌ها برای تشکیل غشاها در شبکه‌ی آندوپلاسمی ساخته می‌شوند و بدین‌ترتیب غشاهای نخستین در آنجا شکل می‌گیرند. بیش‌ترین پژوهش‌های نظری نشان می‌دهند که شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف محل شکل‌گیری غشای گلژی است. پدید آمدن وزیکول‌ها از شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف و سپس تشکیل سیسترها و دیکتیوزوم‌ها، احتمالاً با تغییرات مواد لیپیدی غشا همراه است. تغییرات بیشتر چربی‌ها و پروتئین‌ها احتمالاً قبل از ترکیب غشاهای دیکتیوزوم با غشای پلاسمایی رخ می‌دهند.

1. Trichonympha

علاوه بر موارد ذکر شده، نقش‌های دیگری نیز به‌دستگاه گلژی نسبت داده شده است که چهار مورد مهم آنها ذیلاً مورد بحث قرار می‌گیرند. فهرست موارد دیگر در جدول ۶-۴ آمده است.

۱. تشکیل صفحه و دیواره‌ی یاخته‌ی گیاهی

در گیاهان، صفحه‌ی یاخته‌ای و همچنین دیواره‌ی یاخته‌ای هنگام آنافاز و تلوفاز میتوز و میوز دوم تشکیل می‌شود. در مراحل نهایی تقسیم هسته‌ای، کروموزوم‌ها در دو دسته از هم جدا شده و دو هسته را تشکیل می‌دهند. پکتین و همی‌سلولوز کم‌کم بین دو هسته

جدول ۶-۴. نقش‌های ویژه‌ی دستگاه گلژی (حفظ کردنی نیست).

نقش گلژی	بافت یا اندام	یاخته
ترشح زیموژن (پروتئازها، لیپازها، کربوهیدرازها و نوکلئازها)	لوزالمعده	برون‌ریز
ترشح زیموژن	غده‌ی بناگوشی	یاخته‌ی غده‌ای
ترشح موکوس و زیموژن‌ها	پوشش روده‌ای	یاخته‌ی جامی
پری تیروگلوبولین	غده‌ی تیروئید	یاخته‌های فولیکولی
ایمونوگلوبولین‌ها	خون	یاخته‌های پلاسمایی
واکنش‌های سولفانه	بافت عصبی	یاخته‌های مغز استخوان، عقده‌های عصبی سمپاتیک، یاخته‌های شوان
واکنش های سولفاته	رگ‌های خونی	یاخته‌های درون پوشه‌ای
ترشح لیپید (تغییر شکل لیپید؟)	کبد	یاخته‌های کبدی
ترشح پروتئین‌های شیر (ولاکتوز؟)	غده‌ی شیری	پوشش خلل و فرج‌دار
ترشح پروتئین‌ها (چی تی ناز؟)	روده‌ها	یاخته‌های پانِت
سنتز و ترشح موکوپلی‌ساکاریدها، آنزیم‌ها، هورمون‌ها	روده‌ها	یاخته‌ی غده‌ای بِرانِر
سنتز (؟) و ترشح کلاژن	اندام حرکتی نوعی سمندر	بافت پیوندی
ترشح کلاژن	چشم پرندگان	قرنیه
ترشح پکتین و سلولوز	اغلب بافت‌ها	یاخته‌های گیاهی

ذخیره شده و صفحه‌ای را در مرکز یاخته تشکیل می‌دهند که سرانجام به دو طرف دیواره گسترش می‌یابد و پروتوپلاسم را به دو بخش تقسیم می‌کند که در نتیجه دو یاخته‌ی دختر تولید می‌شود. قبل از مرحله‌ی آنافاز، دستگاه گلژی در بیرون دوک وجود

دارد. هنگام آنافاز، وزیکول‌ها از دستگاه گلژی آزاد می‌شوند، به سوی مرکز دوک می‌روند و در اطراف رشته‌های دوک جمع می‌شوند. این وزیکول‌ها قندی را ترشح می‌کنند که صفحه‌ی یاخته‌ای و در نتیجه دیواره‌ی یاخته‌ای را تشکیل می‌دهد. جنس قندی که از وزیکول‌ها ترشح می‌شود، مورد تردید است. بعضی از زیست‌شناسان معتقدند که رشته‌های سلولوزی، قبل از عمل ترشح ساخته می‌شوند، درحالی‌که برخی دیگران عقیده دارند که مراحل‌نهایی سنتز سلولوز پس از ترشح انجام می‌گیرد. به هر حال، دستگاه گلژی در ترشح قندی که دیواره‌ی بین دو یاخته را تشکیل می‌دهد دخالت دارد.

هنگام تقسیم یاخته،غشای پلاسمایی یاخته‌های گیاهی، برخلاف یاخته‌های جانوری، به سمت درون پیشروی پیدا نمی‌کند. در عوض، غشا در دو طرف صفحه‌ی یاخته‌ای در حال رشد تشکیل می‌شود و رشد آن به سمت بیرون است. غشا در نتیجه‌ی یکی شدن غشاهای وزیکول‌های برخاسته از دستگاه گلژی تشکیل می‌گردد.

۲. ترشحات نورونی

یاخته‌های عصبی نخستین یاخته‌هایی بودند که در سال ۱۸۸۰، دستگاه گلژی در آنها شرح داده شد. از آن زمان به بعد، مطالعات فراوانی روی ترشحات نورونی دستگاه عصبی انجام شد. مواد متنوع بسیاری به‌وسیله‌ی یاخته‌های بافت عصبی ترشح می‌شوند که شامل هورمون‌ها [نورآدرنالین[1]، هیستامین[2]، وازوپرسین[3]، اکسی‌توسین[4]، هورمون جسم زرد[5] (LH)، هورمون محرک فولیکول[6] (FSH)] و مواد دیگر هستند. شاید یکی از شناخته‌ترین ترشحات عصبی، استیل‌کولین[7] باشد که اغلب به‌عنوان ماده‌ی انتقال‌دهنده‌ی تاثرات بیان شده است. این ماده به‌وسیله‌ی انتهای اکسون بسیاری از یاخته‌های عصبی در فضای بین سیناپسی آزاد می‌شود. استیل کولین در وزیکول‌های سیناپسی موجود در انتهای اکسون وجود دارند. هنگامی که «تکانه‌ی (ضربان) عصبی»[8] به انتهای اکسون

1. noradrenaline
2. histamine
3. vasopressin
4. oxytocin
5. luteinizing hormone
6. follicle – slimulating hormone
7. acetylcholine
8. nerve impulse

می‌رسد، وزیکول‌ها به طرف غشای پلاسمایی کشیده شده و به آسانی دیده می‌شوند. هنگامی که استیل کولین به غشای پلاسمایی نورون پس سیناپسی در طرف دیگر شیار سیناپسی می‌رسد، تکانه‌ی عصبی به آن نورون منتقل می‌شود. منشأ وزیکول‌های سیناپسی و محل سنتز استیل کولین چندان روشن نیست. در وزیکول‌های مختلف انتهای اکسون و همچنین در بسیاری از لیزوزوم‌ها، ترکیبات گوناگون فراوانی وجود دارند. این مطلب که آیا دستگاه گلژی به هر یک از انواع وزیکول‌ها و احتمالاً به لیزوزوم‌ها، و یا خود لیزوزوم‌ها به بعضی از وزیکول‌ها تبدیل می‌شوند یا نه نکته‌ای مبهم است. در حال حاضر، بیشتر پژوهشگران با این عقیده توافق دارند که دستگاه گلژی منشأ وزیکول‌های سیناپسی است. استیل کولینی که به‌وسیله‌ی وزیکول‌های سیناپسی در محل شیار سیناپسی آزاد می‌شود، در اثر آنزیم «استیل‌کولین‌استراز»[1] به اسنات و کولین تبدیل می‌شود. این مواد مجدداً به‌وسیله‌ی انتهای اکسون جذب می‌شوند تا برای سنتزاستیل کولین به‌کار روند. هنوز روشن نیست که آیا سنتز مجدد استیل کولین در سیتوپلاسم انتهای اکسون رخ می‌دهد یا در دستگاه گلژی.

۳. شکل‌دهی لیزوزوم و واکوئول

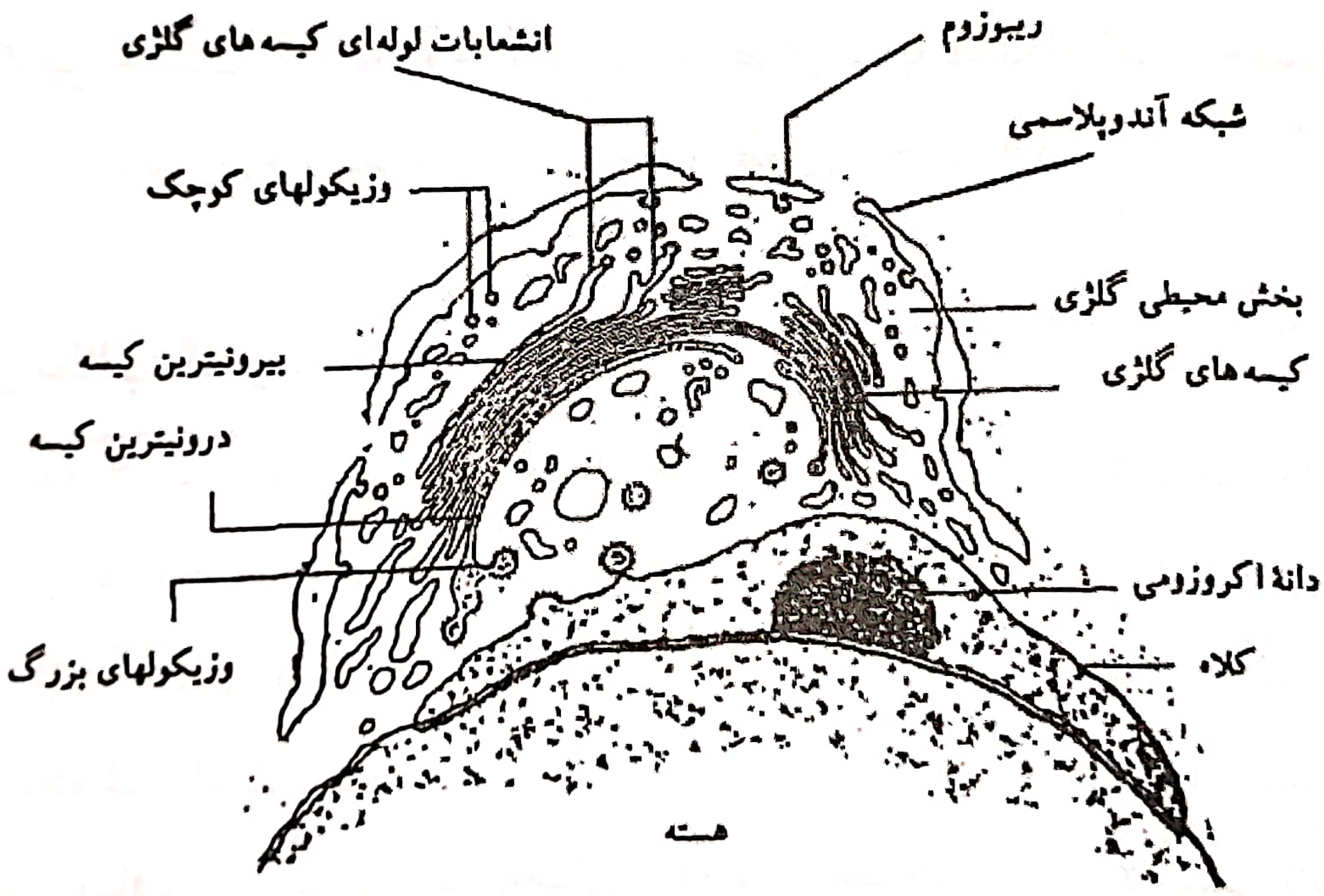
غشاهای لیزوزوم، واکوئول و گلژی همانند غشای شبکه آندوپلاسمی هستند. از این‌رو نظر بر این است که احتمالاً آنها به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم از شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف مشتق می‌شوند. شواهدی وجود دارند مبنی بر اینکه دیکتیوزوم‌ها آنزیم‌های هیدرولیتیک را در نواحی بیرونی بالغ‌تر خود جمع می‌کنند و این امر اندیشه را ایجاد می‌کند که لیزوزوم‌ها مستقیماً از دستگاه گلژی حاصل می‌شوند. برخی از واکوئول‌ها در گیاهان حاوی مقادیر کمی آنزیم‌های هیدرولیتیک هستند و بنابراین اشتقاق آنها از دستگاه گلژی مطرح شده است.

۴. مشارکت در شکل‌دهی اکروزوم

رشد اکروزوم[2] در یاخته‌های اسپرم، نمونه‌ی خوبی از شرکت هر دو بخش غشا و

1. acetylcholine esterase
2. acrosome

محتویات سیسترناهای گلژی در تشکیل اندامک دیگری است. در بسیاری از جانوران، اسپرم‌دارای اندامک لیزوزوم مانندی است که به‌صورت کلاه اکروزومی در بالای هسته، در بخش جلویی انتهای اسپرم رشد می‌کند. بخشی از غشای اکروزوم در جریان لقاح، تشخیص و اتصال اسپرم به تخمک دخالت دارد. اکروزوم حاوی آنزیم‌های هیدرولیتیک است که بخش اعظم آنها را هیالورونیداز[1] تشکیل می‌دهد و در شکستن سطوح یاخته‌های تخمک شرکت دارند. چنانکه در شکل ۶-۱۱ دیده می‌شود، وزیکول‌های بزرگی از دستگاه گلژی منفرد نمایان می‌شوند که از آنجا برای تشکیل اکروزوم مهاجرت می‌کنند. در سطح اکروزوم، وزیکول‌های پوشش‌دار یکی شده و به غشای اکروزوم می‌پیوندند و محتویات آنها با ریز دانه‌های در حال رشد اکروزوم یکی می‌شود.



شکل ۶-۱۱. شرکت دستگاه گلژی در شکل‌گیری اکروزوم هنگام رشد اسپرماتید بیرونی‌ترین عناصر تشکیل‌دهنده‌ی گلژی بخشی از سطح تشکیل (نابالغ) آن هستند؛ وزیکول‌هایی که در تشکیل غشای اکروزومی شرکت دارند از سطح بالغ دستگاه منشأ گرفته‌اند.

چون دانه‌ی آکروزومی از آنزیم‌های هیدرولیتیک تشکیل شده‌اند، لذا برخی فرض کرده‌اند که اکروزوم در حقیقت یک لیزوزوم بزرگ است. به‌تدریج که آکروزوم رشد

1. Hyaluronidase

می‌کند، اندازه‌ی دستگاه گلژی کاهش می‌یابد و در بسیاری از اسپرم‌های بالغ محو می‌شود. غشای خارجی اکروزوم با غشای پلاسمایی یکی می‌شود.

خودآزمایی ۶-۴

۱. سه نظریه درباره‌ی منشأ دستگاه گلژی را در سه سطر بیان کنید.
۲. سه نقش دستگاه گلژی را در دو سطر بنویسید.
۳. ماده‌ی مخاطی مترشحه از پوشش روده‌ای از چه جنسی است؟
۴. سنتز غشای دستگاه گلژی در کدام اندامک صورت می‌گیرد؟
۵. چه اندامکی در تشکیل مواد قندی در دیواره‌ی بین دو یاخته نقش دارد؟
۶. غشای پلاسمایی چگونه در دو طرف صفحه‌ی یاخته‌ای تشکیل می‌شود؟
۷. استیل‌کولین چیست، در کجا وجود دارد و رابطه‌ی آن با دستگاه گلژی چیست؟
۸. بین اکروزوم، لیزوزوم و دستگاه گلژی چه رابطه‌ای وجود دارد؟

خلاصه‌ی مطالب گفتار ششم

شبکه‌ی آندوپلاسمی سیستم وسیعی از غشاهاست که بخش درونی یاخته‌های یوکاریوت را به حجره‌ها و کانال‌ها تقسیم می‌کند. سیستم غشاها ساختاری متغیر است که مرتباً ساخته شده و خراب می‌شوند. سه طرح ساختاری برای شبکه‌ی آندوپلاسمی تشخیص داده شده است که عبارت‌اند از: شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف، شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف و سیستم تیغک‌های حلقوی. شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف در یاخته‌هایی که فعالیت پروتئین‌سازی دارند بسیار گسترده است. ارتباط شبکه‌ی آندوپلاسمی صاف با غشای پلاسمایی و غشای هسته بسیار گسترده است. نقش آن در سنتز لیپید یا استروئید و متابولیسم قندهاست. تیغک‌های حلقوی کم و بیش همانند شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف‌اند که به‌صورت دانه‌های تسبیح ظاهر می‌شوند و منافذ کوچکی در سطح آنها پراکنده‌اند. یکی از آنزیم‌های موجود در شبکه‌ی آندوپلاسمی که به‌عنوان نشانه به‌کار می‌رود آنزیم گلوکز ـ۶ـ فسفاتاز است. علاوه بر این آنزیم، در غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی آنزیم‌های زنجیره‌ی انتقال الکترون به مقدار فراوان و

همچنین «ATP آز» وجود دارند.

شبکه‌ی آندوپلاسمی سه نقش مهم ایفا می‌کند: ۱. کانال‌هایی را در بخش درونی یاخته تشکیل می‌دهد، ۲. محلی را برای آنزیم‌ها تأمین می‌کند، ۳. زیر حجره‌هایی را در یاخته به‌وجود می‌آورد که نتیجه‌ی این سه نقش سنتز، انتقال و ترشح مواد است.

ریبوزوم‌ها در بیشتر یاخته‌ها به غشای شبکه‌ی آندوپلاسمی چسبیده‌اند و از دو جزء نامساوی تشکیل شده‌اند. هنگامی که ریبوزوم‌ها به‌وسیله‌ی یک رشته‌ی RNAی پیک به یکدیگر متصل می‌شوند، پلی‌زوم یا پلی‌ریبوزوم نام دارند. ریبوزوم‌های پروکاریوت‌ها با ضریب رسوب ۷۰S ته‌نشین می‌شوند، درحالی‌که ضریب رسوب در یوکاریوت‌ها ۸۰S است. ریبوزوم‌ها ذرات نوکلئوپروتئینی درشتی هستند که ساختن پروتئین را به عهده دارند.

سه نوع اسید ریبونوکئیک ریبوزومی در پروکاریوت‌ها عبارت‌اند از: ۵ s، ۱۶ s و ۲۳ s. در یوکاریوت‌ها چهار نوع اسید ریبونوکلئیک ۱۸ s، ۵ s، ۵/۸ s و ۲۸ s وجود دارند. بازسازی ریبوزوم‌ها به ما کمک می‌کند تا نقش بعضی از پروتئین‌هایی را که برای فعالیت ریبوزومی اساسی هستند تشخیص دهیم.

سیسترناهای دستگاه گلژی از بخش بیرونی غشای هسته یا از شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌وجود می‌آیند. دستگاه گلژی یا دیکتیوزوم از یک‌سری وزیکول‌های مسطح یا کیسه‌هایی تشکیل شده است که اندامک کاسه‌مانندی را به‌وجود می‌آورند.

پروتئین‌های ترشحی در غشای پلاسمایی وارد می‌شوند و یا در اندامک‌های درون‌یاخته‌ای، مانند لیزوزوم‌ها و واکوئول‌ها، ذخیره می‌گردند و از شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف مجاور به سطح تشکیل گلژی می‌رسند. این پروتئین‌ها فسفوریل‌دار یا گلوکوزدار می‌شوند. عمل گلوکوزدار شدن در سطح بالغ دستگاه گلژی کامل می‌شود. وزیکول‌های محتوی فراورده‌های دستگاه گلژی برای صدور مواد به یاخته‌های دیگر از سطح بالغ گلژی جدا می‌شوند.

نقش دستگاه گلژی ترشح و محل اجتماع گلیکوپروتئین و مواد غشایی دیگر است. در یاخته‌های گیاهی، دستگاه گلژی با تشکیل صفحه‌ی یاخته‌ای و در یاخته‌های عصبی و غده‌ای با ترشحات نورونی مختلف همراه است. دستگاه گلژی همچنین

واکوئول، از جمله آنهایی که به لیزوزوم تبدیل می‌شوند و میکروبادی‌های ویژه‌ای را تولید می‌کند.

خودآزمایی کلی گفتار ششم

۱. سه طرح ساختار برای شبکه‌ی آندوپلاسمی را شرح دهید.

۲. سه نقش مهم شبکه‌ی آندوپلاسمی را توضیح دهید.

۳. ساختار و نقش ریبوزوم را بیان کنید.

۴. اسیدهای نوکلئیک موجود در ریبوزوم‌های پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها را نام ببرید.

۵. بازسازی ریبوزوم‌ها چه کمک اساسی به دانش ما می‌کند؟

۶. چگونگی تشکیل ریبوزوم‌ها را شرح دهید.

۷. تغییر شکل و تحولات سیسترنا را هنگام شکل‌گیری شرح دهید.

۸. کدامیک از نظریه‌ها درباره‌ی منشأ دستگاه گلژی معتبرتر است؟ نظر خود را با دلیل توضیح دهید.

۹. چگونه گلیکوپروتئین‌ها در دستگاه گلژی ساخته می‌شوند؟

۱۰. نقش دستگاه گلژی در تشکیل دیواره‌ی یاخته‌ای، ترشحات نورونی و رشد آکروزوم را به اختصار شرح دهید.

۱۱. ارتباط بین غشای پلاسمایی، شبکه‌ی آندوپلاسمی، ریبوزوم‌ها، غشای هسته و دستگاه گلژی را شرح دهید.

گفتار هفتم

لیزوزوم‌ها، میکروبادی‌ها، واکوئول‌ها

پیشگفتار

دانش ما درباره‌ی ساختار، ترکیب و نقش لیزوزوم و میکروبادی جدیدتر از اندامک‌های دیگر یاخته‌ای است. به نظر می‌رسد که این اندامک‌ها و همچنین واکوئول‌ها از دستگاه گلژی مشتق شده باشند. چهار نوع لیزوزوم وجود دارد. لیزوزوم دارای نقش‌های گوارشی، ترشحی و لقاحی است. میکروبادی شامل دو گروه بزرگ پراکسی‌زوم و گلی‌اکسی‌زوم است. پراکسی‌زوم‌ها در یاخته‌های گیاهی و جانوری دیده می‌شوند و نقش آنها تجزیه‌ی آب اکسیژنه است. گلی‌اکسی‌زوم‌ها فقط در یاخته‌های گیاهی دیده می‌شوند و نقش قندزایی دارند.

یاخته‌های گیاهی محتوی مخازن بزرگ مرکزی به‌نام واکوئول هستند که در آنها متابولیت‌ها، آنزیم‌های گوارشی و مواد زاید جمع می‌شوند.

هدف آموزش کلی این گفتار عبارت است از: آشنایی با ساختار، ترکیب و نقش لیزوزوم، میکروبادی و واکوئول.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید، یعنی بتوانید:

۱. مشخصات ساختاری چهار نوع لیزوزوم را با یکدیگر مقایسه کنید.

۲. ترکیبات تشکیل‌دهنده‌ی لیزوزوم‌ها را بیان کنید.

۳. نظریه‌های مربوط به منشأ لیزوزوم‌ها و ارتباط آنها با شبکه‌ی آندوپلاسمی و دستگاه

گلژی را توضیح دهید.

۴. چگونه شناسایی لیزوزوم‌ها و ترکیبات تشکیل‌دهنده‌ی آنها را بیان کنید.

۵. ساختار و منشأ میکروبادی‌ها (پراکسی‌زوم‌ها و گلی‌اکسی‌زوم‌ها) را با ذکر دلیل توضیح دهید.

۶. آنزیم‌های مهم موجود در پراکسی‌زوم‌ها و گلی‌اکسی‌زوم‌ها را نام ببرید.

۷. نقش و عملکرد پراکسی‌زوم‌ها و گلی‌اکسی‌زوم‌ها را با یکدیگر مقایسه کنید.

۸. چرخه‌ی گلی‌اکسالات در گلی‌اکسی‌زوم‌ها را با چرخه‌ی کربس در میتوکندری‌ها مقایسه کنید.

۹. مشخصات واکوئول در یاخته‌های گیاهی و ترکیبات شیره‌ی واکوئولی را توضیح دهید.

۱۰. نقش واکوئول‌ها را توضیح دهید و آن را با نقش لیزوزوم‌ها در یاخته‌های جانوری مقایسه کنید.

لیزوزوم‌ها

درحالی‌که انتشار آنزیم‌ها در مناطق مختلف یاخته مطالعه می‌شد، دُ دوو[1] و همکارانش اجسام تیره رنگی را مشاهده کردند که حاوی آنزیم‌های فراوانی از نوع هیدرولیتیک بودند. این آنزیم‌ها توانایی تجزیه‌ی مواد مختلف یاخته‌ای را داشتند. دُ دوو، به سال ۱۹۵۵ این اجسام را به علت آنزیم‌های تجزیه‌کننده لیزوزوم نامید. با وجود این چون این اندامک خود را از بین می‌برد، لذا مشخص کردن نقش معینی برای آن دشوار به نظر می‌رسید. اساساً لیزوزوم در مرگ یاخته نقش دارد. اما مطالعات بعد از سال ۱۹۵۰ نقش مثبت آن را در گوارش درون‌یاخته‌ای نشان داد.

لیزوزوم تقریباً در تمام یاخته‌های یوکاریوت وجود دارد. این اندامک در یاخته‌های گیاهی و جانوری و همچنین در بعضی پروتوزوآ، خزه‌ها و قارچ‌ها دیده می‌شود. لیزوزوم دارای غشا و محتوی آنزیم‌های هیدرولیتیک با طبیعت اسیدی است.

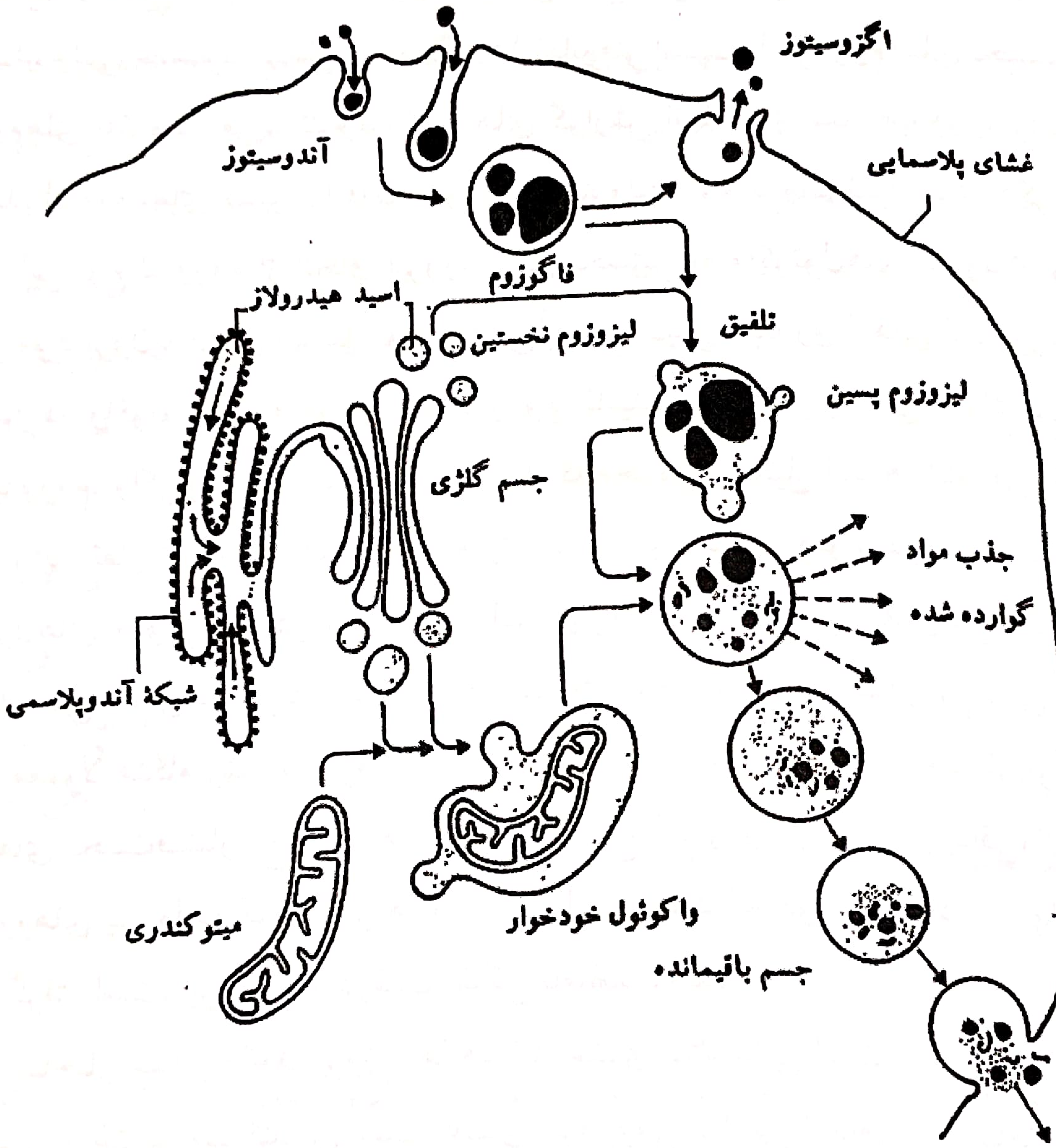
---

1. De Duve

ساختار و ترکیب لیزوزوم‌ها

شکل، اندازه و ساختار درونی لیزوزوم‌ها در یاخته‌های مختلف و حتی در یک یاخته تغییر می‌کند. اندازه‌ی آنها بین ۰/۱ تا ۵ میکرومتر متغیر است.

چهار نوع لیزوزوم تشخیص داده شده است (شکل ۷-۱):



شکل ۷-۱. شکل‌گیری و نقش لیزوزوزم در دگرخـواری و خودخـواری یاختـه‌ای. در دگرخواری،مواد آندوسیتوزی وارد یاخته شده و در حفره‌ی پوشش‌دار قرار مـی‌گیرنـد. این مواد ممکـن اسـت مجدداً بـه غـشای پلاسـمایی برگردنـد. الحاق انـدوزوم بـه لیزوزوم‌های نخستین سبب تشکیل لیزوزوم پسین به‌نام واکوئل دگرخوار مـی‌شـود. در لیزوزوم خودخوار، لیزوزوم‌های نخستین به اندامک‌ها (مانند میتوکندری‌ها) محلق شده و سومین نوع واکوئول به‌نام واکوئول خودخوار را تشکیل می‌دهند. بعضی فراورده‌های گوراشی لیزوزومی ممکن است به سیتوسول منتقل شوند. لیـزوزوم‌هـایی کـه محتـوی مواد گوارده نشده یا جذب نشده‌اند، اجسام پس‌مانده می‌شوند. این اندامک‌هـا ممکـن است هنگام اگزوسیتوز به طرف غشای پلاسمایی مهاجرت کنند و به آن محلق شوند.

لیزوزوم‌های نخستین که نوساخته بوده و حاوی آنزیم‌های تازه سنتز شده‌اند. این آنزیم‌ها در ریبوزوم‌ها ساخته شده و در شبکه‌ی آندوپلاسمی جمع می‌شوند و از آنجا به درون دستگاه گلژی نفوذ می‌کنند و به‌صورت وزیکول‌هایی از ناحیه‌ی گلژی جدا می‌شوند. این اندامک‌ها تک‌غشایی را پیش لیزوزوم هم می‌گویند. نظر بر این است که لیزوزوم‌ها از سطح بالغ دستگاه گلژی جدا می‌شوند. گرچه این اندامک‌ها از نظر اندازه متغیرند، ولی معمولاً اندازه‌ی آنها ۱۰۰ نانومتر است. لیزوزوم‌های نخستین را لیزوزوم‌های باکره نیز می‌نامند زیرا آنزیم‌های گوارش آنها هنوز عمل هیدرولیز را انجام نداده‌اند. لیزوزوم‌های پسین را فاگولیزوزوم یا هترولیزوزوم یا واکوئول‌های دگرخوار گویند. این نوع لیزوزوم از الحاق لیزوزوم‌های نخستین به واکوئول‌های ستیوپلاسمی که حاوی مواد برون‌یاخته‌ای هستند به‌وجود می‌آیند. سپس هیدرولازهای لیزوزوم‌های نخستین در واکوئول (که فاگوزوم[1] یا آندوزوم[2] نامیده می‌شود) رها می‌شوند. سومین نوع لیزوزوم، واکوئول‌های خودخوار[3] هستند که نحوه‌ی تشکیل آنها همانند هترولیزوزوم است با این تفاوت که به جای الحاق به واکوئول‌های حاوی مواد برون‌یاخته‌ای به واکوئول‌های حاوی مواد درون‌یاخته‌ای مانند میتوکندری‌ها، میکروبادی‌ها و شبکه‌ی آندوپلاسمی ملحق می‌شوند. گوارش اندامک‌های یاخته‌ای توسط لیزوزوم‌های همان یاخته معمولاً هنگام رشد و ترمیم یاخته و همچنین هنگام تمایز یاخته‌ای و یا در بافت‌های تحت‌فشار رخ می‌دهد. آخرین نوع لیزوزوم را اجسام باقی‌مانده یا لیزوزوم‌های پس‌مانده گویند. این‌ها وزیکول‌هایی هستند که گوارش مواد در آنها ناقص انجام گرفته است. این اجسام درشت، شکل نامنظم دارند.

ساختار غشای واحد لیزوزوم‌ها همانند غشای پلاسمایی است، اما این غشا اندکی ضخیم‌تر از غشای میتوکندری است. غشای لیزوزومی توانایی الحاق به غشاهای دیگر یاخته را دارد. هنگام گوارش درون‌یاخته‌ای، غشای لیزوزومی به فاگولیزوزوم ملحق می‌شود. این توانایی الحاق مربوط به نسبت زیاد لیپیدهای غشایی موجود در لیزوزوم است.

لیزوزوم‌ها آنزیم‌های مختلفی دارند که قادر به گوارش بیشتر ترکیبات شیمیایی

---

1. phagosome
2. endosome
3. autophagic vacuoles

یاخته‌ی زنده هستند. تاکنون ۴۰ آنزیم لیزوزومی شناسایی شده‌اند که فهرست بعضی از آنها در جدول ۷-۱ آمده است. آنزیم‌ها در غشایی محصورند و هنگام فعالیت لیزوزوم با تخریب غشا، روی سوبسترا آزاد می‌شوند، بیشتر آنزیم‌های لیزوزومی فعالیت کاتالیکی خود را در pH اسیدی نشان می‌دهند.

اگر محتویات لیزوزوم‌ها توانایی گوارش همه‌ی یاخته‌ها را دارند، این سوال مطرح می‌شود که «چه مکانیسمی لیزوزوم‌ها را از گوارش خود و یاخته‌ای که در آن به‌سر می‌برند باز می‌دارد؟» پاسخ این است که لیزوزوم‌ها سبب گوارش خود نیز می‌شوند. آنها مرتباً از داخل گوارده می‌شوند، غشای لیزوزوم در اثر آنزیم‌های گوارشی موجود در آن تجزیه می‌گردد. با وجود این، لیزوزوم‌ها از این گوارش جان سالم به‌در می‌برند و پاره نمی‌شوند، زیرا یاخته‌ای که در آن لیزوزوم‌ها قرار دارند، مرتباً آسیب گوارشی وارد شده به غشای محصورکننده‌ی لیزوزوم‌ها را ترمیم می‌کند. این‌روند ترمیمی به انرژی نیاز دارد، به همین دلیل است که یاخته‌های یوکاریوت، که از نظر متابولیسمی غیرفعال‌اند، می‌میرند. بدون مصرف انرژی لازم جهت نگهداری غشاهای لیزوزومی، این غشاها از بین می‌روند و آنزیم‌های گوارشی لیزوزوم‌ها در سیتوپلاسم رها می‌شوند و آن را خراب می‌کنند. برعکس، باکتری‌ها لیزوزوم ندارند و هنگامی که از نظر متابولیسمی غیرفعال‌اند، نمی‌میرند. آنها به‌سادگی قادرند در حال سکون باقی بمانند تا شرایط تغییر کند و نقش متابولیسمی آنها مجدداً فعال شود.

منشأ لیزوزوم

درباره‌ی منشأ لیزوزوم، نظریه‌های مختلفی وجود دارد. لیزوزوم‌ها ممکن است از یکی از راه‌های زیر به‌وجود آیند:

۱. بسیاری از پژوهشگران پیشنهاد کرده‌اند که لیزوزوم‌ها از شبکه‌ی آندوپلاسمی منشأ می‌گیرند، زیرا این شبکه محل آنزیم‌هایی است که به‌وسیله‌ی ریبوزوم‌های متصل به آن ساخته می‌شوند.

جدول ۷-۱. آنزیم‌های مهم لیزوزوم (حفظ کردنی نیست).

ردهی آنزیم‌ها	آنزیم‌ها
هیدروزلازهای مؤثر بر پیوندهای استری	استراز
	لیپاز
	فسفولیپاز A_1 و A_2
	آریل استراز
	کلسترول استراز
	اسید فسفاتاز
	فسفاتیدات فسفاتاز
	فسفولیپاز C
	فسفوپروتئین فسفاتاز
	فسفودی استزاز
	دئوکسی ریبونوکلئاز II
	ریبونوکلئاز II
	آریل سولفاتاز A و B
	کندروسولفاتاز
	تریاسی گلیسرول لیپاز
هیدرولازی مؤثر بر پیوندهای گلیکوزیدی	دکستروناز
	لیزوزویم
	نورامینیداز
	آلفا ـ گلوکوزیداز
	بتا ـ گلوکوزیداز
	آلفا ـ گالاکتوزیداز
	آلفا ت مانیزیداز
	بتا ـ مانوزیداز
	آلفا ـ استیل کلوکوزامینیداز
	آلفا ـ گالاکتوزامینیداز
	آلفا ـ ال ـ فوکوزیداز
	هیالورونیداز
	بتا ـ گزیلوزیداز
	بتا ـ گلوکورونیداز
	ال ـ یودورونیداز
هیدرولازهای مؤثر بر پیوندهای پپتیدی	کربوکسی پپتیداز A، B و C
	گلوتامات کربوکسی پپتیداز
	اسیدکربوکسی پپتیداز
	دی‌پپتیداز
	استیل فنیل آلانیل تیروزین هیدرولاز
	کاتپسین A
	کاتپسین B۱ و B۲
	کاتپپسین C
	کاتپسین D
	کاتپسین E
	دی فنیل آمینوپپتداز
	اکروزین
	رنین
	کلاژناز
	نوترال پروتئیناز
	کینینوژن اکتیواتور
	پلاسمینوژن اکتیواتوز

۲. لیزوزوم‌ها ممکن است در اثر تحلیل تدریجی مرکزی به‌وجود آیند. براساس این نظریه، هیدرولازهای اسیدی در شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف ساخته می‌شوند و از آنجا به محل‌های تحلیل رفته و در آنها ذخیره می‌شوند و سطوح واکوئولی بزرگی را تشکیل می‌دهند که منجر به شکل‌گیری لیزوزوم‌های غشادار می‌گردند.

۳. براساس فرضیه‌ی نویکوف[1]، که مورد قبول بیشتر پژوهشگران است، لیزوزوم از دستگاه گلژی منشأ می‌گیرد. او پیشنهاد کرده است که آنزیم‌های لیزوزومی در دستگاه گلژی متجمع می‌شوند و سپس در لیزوزوم‌ها جمع می‌گردند.

۴. براساس نظریه‌ی دیگر، آنزیم‌های لیزوزومی در شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف جمع می‌شوند، سپس در دستگاه گلژی آزاد می‌گردند و از آنجا لیزوزوم‌ها به‌صورت وزیکول‌هایی از دستگاه گلژی جدا می‌شوند.

شناسایی لیزوزوم‌ها

لیزوزوم‌ها اندامک‌های بسیار ظریف و شکننده‌ای هستند که ممکن است هنگام همگن کردن یاخته آسیب ببینند. به همین علت جداسازی آنها بسیار دشوار است. این اندامک‌ها را با سانتریفوژ کردن یاخته‌ها در محلول سوکروز از بقیه‌ی اندامک‌ها جدا کرده‌اند. (شکل ۷-۲).

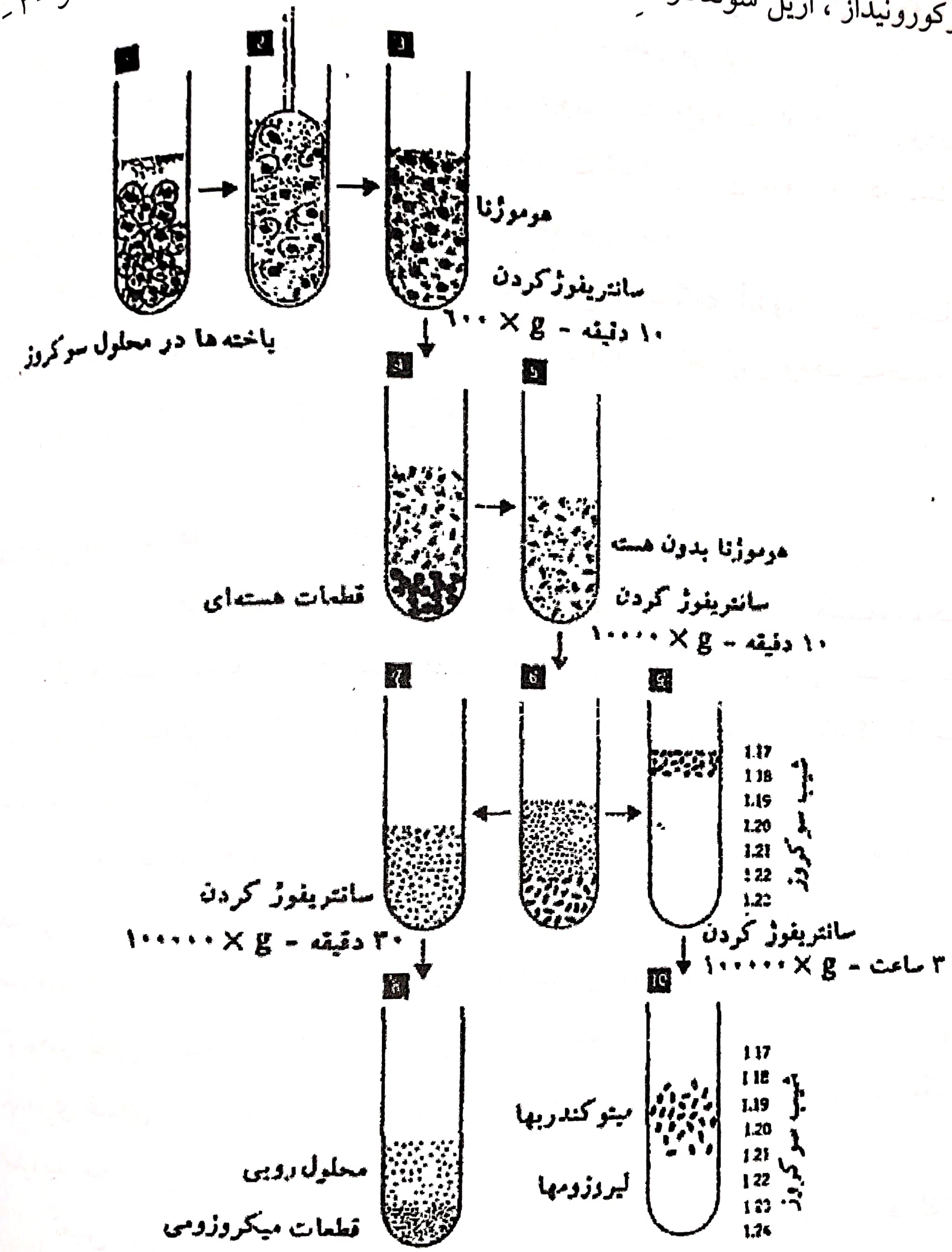
دُ دوو مشاهده کرد که لیزوزوم‌ها به‌وسیله‌ی غشای لیپوپروتئینی احاطه شده‌اند و هنگامی که این غشاها پاره می‌شوند، آنزیم‌های هیدرولیتیک آنها فعال می‌گردند. تخریب غشا ممکن است در اثر شوک‌های مکانیکی و اسمزی، مواد ناپایدارکننده‌ی سطح غشا و آنزیم‌های تجزیه‌کننده‌ی پروتئینی صورت گیرد. بعضی مواد مانند رتینول[2] سبب ناپایداری غشای لیزوزوم و در نتیجه‌ی آزاد شدن آنزیم‌های آن می‌شود. برعکس، استروئید هیدروکورتیزون سبب پایداری غشای لیزوزوم می‌گردد.

تعیین هویت لیزوزوم‌ها با روش زیست شیمیایی صورت می‌گیرد. اسید فسفاتاز آنزیمی است که برای تشخیص این اندامک‌ها با تکنیک رنگ‌آمیزی گوموری[3] به‌کار

---

1. Novikoff
2. Retinol
3. Gomori

می‌رود. آنزیم‌های هیدرولیتیک لیزوزوم را می‌توان با به‌کاربردن روش‌های سیتوشیمیایی به‌دست آورد. رنگ‌های ویژه‌ای به‌کار برده می‌شوند تا آنزیم‌هایی چون بتا ـ گلوکورونیداز[1]، اریل سولفاتاز[2]، اِن ـ استیل ـ بتا ـ گلوکوزامینیداز[3] و ۵ ـ برومو ـ ۴ ـ



شکل ۷-۲. مراحل جداسازی لیزوزوم با سانتریفوژ کردن یاخته‌ها در محلول سوکروز

1. β- glucuronidase
2. aryl sulphatase
3. N – acetyl – β – glucoseminidase

کلرواندول استات ـ استراز[1]، از لیزوزوم به‌دست آیند. لیزوزوم‌ها می‌توانند رنگ‌های مشخصی را به خود بگیرند. این رنگ‌ها را می‌توان با میکروسکوپ فلوئورسانس نشان داد.

خودآزمایی ۷-۱

۱. چرا لیزوزوم‌های نخستین را باکره گویند؟

۲. هترولیزوزوم و اوتولیزوزوم را باهم مقایسه کنید.

۳. لیزوزوم پس‌مانده چیست؟

۴. چرا شبکه‌ی آندوپلاسمی را منشأ لیزوزوم می‌دانند؟

نقش لیزوزوم‌ها

۱. گوارش مواد

نقش اساسی لیزوزوم‌ها شرکت در گوارش یاخته‌ای است که به دو صورت، گوارش درون‌یاخته‌ای و برون‌یاخته‌ای، دیده می‌شود. در این دو نوع گوارش، مواد برون‌یاخته‌ای یا درون‌یاخته‌ای به‌وسیله‌ی لیزوزوم‌ها گوارده می‌شوند. مواد برون‌یاخته‌ای آنهایی هستند که به‌وسیله‌ی یاخته گوارده می‌شوند، درحالی‌که مواد درون‌یاخته‌ای آنهایی هستند که به‌عنوان فراورده‌های ترشحی اندامک‌های مختلف در درون سیتوپلاسم جمع می‌گردند. دُ دوو سه نوع گوارش درون‌یاخته‌ای را شرح داده است:

الف) دگرخواری[2]: چنانکه قبلاً شرح داده شد، در این روند مواد بیرونی مانند مولکول‌های درشت و مواد کلوئیدی که از طریق آندوسیتوز وارد یاخته می‌گردند، گوارش می‌یابند. آندوسیتوز مکانیسمی است که به‌وسیله‌ی آن مواد وارد یاخته می‌گردند. موادی مانند پروتئین‌ها و مواد محلول دیگر از غشای پلاسمایی جذب می‌شوند. ناحیه‌ی جذب گسترش پیدا می‌کند و وزیکول‌ها یا حفره‌هایی را تشکیل می‌دهد که محتوی ماده‌ی جذب شده‌اند. این وزیکول‌ها نهایتاً در سیتوپلاسم به‌صورت واکوئول‌های غشادار رها می‌شوند و سپس به هم ملحق می‌گردند و واکوئول واحدی

---

1. 5 – Bromo - 4 – chloroindolacetate - esterase
2. heterophagy

به‌نام فاگوزوم را تشکیل می‌دهند. فاگوزوم به لیزوزوم نخستین ملحق شده و منجر به تشکیل لیزوزوم پسین یا لیزوزوم دگرخوار می‌گردد. آنزیم‌های لیزوزومی، مواد فاگوزوم را گوارده و موادی که مفیدند در سیتوپلاسم وارد می‌شوند و مواد غیرقابل استفاده در وزیکول‌ها باقی می‌مانند. این وزیکول‌ها را اجسام پس‌مانده گویند.

ب) خودخواری[1]: در اثر آسیب دیدن یاخته‌ها یا هنگام شکل‌گیری بافت‌ها و یا ساخته‌شدن مجدد یاخته‌ها، قطعاتی از اندامک‌ها یا مولکول‌های درشت در وزیکول‌های غشادار به‌نام وزیکول‌ها یا واکوئول‌های خودخوار به دام می‌افتند. این واکوئول‌های خودخوار ممکن است تماماً یا بخشی از آنها به لیزوزوم‌ها نخستین ملحق شوند، بنابراین آنزیم‌ها لیزوزومی با قطعات تماس پیدا می‌کنند. گوارش این قطعات به کمک آنزیم‌ها صورت می‌گیرد و مواد گوارده نشده در واکوئول به‌صورت اجسام پس‌مانده باقی می‌مانند. این اجسام از طریق اگزوسیتوز به بیرون یاخته منتقل می‌گردند.

ج) کرینوفاژی[2]: در این روند، مواد بیهوده و گوارده نشده‌ی یاخته به شکل دانه‌های دفعی جمع می‌شوند که ممکن است تجزیه شده یا از یاخته بیرون ریخته شوند. لیزوزوم‌ها نقش فعالی را در جذب چنین مواد ایفاد می‌کنند. دانه‌های دفعی به لیزوزوم ملحق می‌شوند و وزیکول‌های تجزیه‌کننده‌ای را تشکیل می‌دهند که گاهی آنها را لیزوزوم دفعی می‌نامند. آنزیم‌های لیزوزومی باعث تخریب دانه‌های دفعی و رها شدن فراورده‌های حاصل در سیتوپلاسم می‌شوند. مواد زاید و بیهوده در وزیکول‌ها باقی می‌مانند که سپس به‌صورت اجسام دفعی از یاخته خارج می‌گردند.

۲. نقش ترشحی

لیزوزوم‌ها در آزاد شدن هورمون‌ها از غده‌ی تیروئید و غده‌ی فوق‌کلیوی شرکت دارند. مکانیسم عمل بدین‌ترتیب است که: هورمون محرک غده‌ی تیروئید (TSH)[3] در فولیکول‌های درونی غده‌ی تیروئید که محتوی قطرات تیروگلوبولین[4] است، سبب

---

1. autophagy
2. crinophagy
3. thyroid – stimulating hormone

۴. Thyroglobulin: ماده‌ای است مرکب از هورمون تیروئید و پروتئین.

پینوسیتوز و جذب تیروگلوبولین و الحاق آنها به لیزوزوم‌های یاخته‌های فولیکولی می‌شود. در این حالت مولکول حامل پروتئین از هورمون جدا شده و خود هورمون در جریان خون رها می‌گردد.

لیزوزوم‌ها در تغییر استخوان‌ها نیز شرکت دارند. دو نوع یاخته‌ی استخوانی دراین عمل درگیرند: استئوبلاست‌هایی[1] که به‌صورت یاخته‌های آهکی درمی‌آیند، و استئوبلاست‌هایی که سبب شکستگی یاخته‌های آهکی می‌شوند. فعالیت اوستئوبلاست به‌وسیله‌ی هورمون پاراتیروئید آغاز می‌شود. این هورمون سنتز آنزیم‌های لیزوزومی را که باعث تخریب مواد کانی یاخته‌های استخوانی و محلول کردن محتویات کانی آنها می‌شوند تحریک می‌کند.

۳. نقش لقاحی

در پستانداران،هنگام لقاح، هیدرولازها به‌وسیله‌ی اسپرم ترشح می‌شوند تا نفوذ اسپرم به یاخته‌ی تخمک عملی گردد. سراسپرم یا اکروزوم، مانند لیزوزوم، دارای هیدرولازهای فراوانی چون هیالورونیداز[2]، اسید فسفاتاز، استراز[3] و اریل سولفاتاز[4] است. این آنزیم‌ها برای نفوذ اسپرم به غشای اطراف یاخته‌ی تخمک لازم‌اند. شباهت اکروزوم به لیزوزوم قابل توجه است، از آن جهت که اکروزوم هنگام اسپرم‌زایی از دستگاه گلژی منشأ می‌گیرد.

اختلالات و کاربردهای لیزوزوم‌ها

لیزوزوم و بیماری

به‌کار بردن لیزوزوم و یا صدمه دیدن آنها به دلایلی اغلب باعث ایجاد بی‌نظمی‌های آسیب‌شناختی مختلف می‌شود و در زندگی یاخته یا فرد تأثیر می‌گذارد. برخی از بیماری‌ها در اثر بی‌نظمی‌های لیزوزومی به‌وجود می‌آیند. (جدول ۷-۲).

رفتار غیرطبیعی لیزوزوم‌ها گاهی ممکن است موجب بروز اختلال شود. یک

---

1. osteoblastls
2. hyaluronidase
3. esterase
4. aryl sulphatase

جهش ژنی ممکن است سبب تغییر آنزیمی از لیزوزوم شود که این امر منجر به تراکم مولکول‌های درشت که توسط آنزیم قبلی تجزیه می‌شوند، در یاخته گردد. به‌عنوان مثال، در بیماری پُمپه[1]، α ـ گلوکوزیداز وجود ندارد، لذا گلیکوژن در یاخته‌های جگر و ماهیچه جمع می‌شود. این تجمع سبب تخریب لیزوزوم‌ها و آزاد شدن آنزیم‌های دیگر در یاخته می‌گردد و بدین‌ترتیب موجب اختلال بیشتر می‌شود. همچنین در بیماری نقرس، که در اثر تجمع بلورهای اسیداوریک در مفاصل ایجاد می‌شود، غشاهای لیزوزومی صدمه می‌بینند. در این بیماری، بلورهای سدیم یورات[2] که در یاخته‌ها ذخیره می‌شوند سبب تخریب غشاهای لیزوزومی و آزاد شدن آنزیم‌های هیدرولیتیک می‌گردند.

بیماری‌های ویژه‌ی محیطی مانند سیلیکوز[3] و بیماری ششی «آسبستوز»[4] تأثیر زیانباری بر لیزوزوم‌ها دارند. در این بیماری‌ها، به‌ترتیب ذرات سیلیس و پنبه‌ی کوهی استنشاق می‌شوند که به‌وسیله‌ی ماکروفاژهای شش حمل شده و سپس وارد لیزوزوم‌های نخستین می‌گردند. بلورهای برنده‌ی سیلیس سبب پارگی غشای لیزوزومی و وارد آمدن آسیب به بافت‌های اطراف می‌شوند.

لیزوزوم و شیمی‌درمانی

اخیراً با وارد کردن دارو در لیزوزوم،به شیمی درمانی بیماران سرطانی می‌پردازند. در این تکنیک، یاخته‌های نئوپلاست[5] به‌عنوان حاملین دارو به‌کار می‌روند. این یاخته‌ها توانایی الحاق به لیزوزوم‌ها را دارند. هنگامی که حامل به لیزوزوم‌ها می‌رسد، در معرض آنزیم‌های هیدرولاز آنها قرار می‌گیرد و این امر سبب پاره شدن مولکول حامل می‌شود و سپس دارو از لیزوزوم به بخش درونی یاخته برای شیمی درمانی رها می‌گردد. همین تکنیک امروزه در مورد بیمارانی به‌کار می‌رود که از سرطان مغز استخوان رنج می‌برند. در این روش دارو با DNA ترکیب پیچیده‌ای را ایجاد می‌کند.

---

1. pompe
2. sodium urate
3. silicosis
4. asbestosis

۵. یاخته‌های مربوط به بافت‌های نوساخته.

جدول ۷-۲. بعضی از بی‌نظمی‌های لیزوزمی و دلایل آن (حفظ کردنی نیست).

بی‌نظمی	نقص
سوخت و ساز گلیکوپروتئین	
فوکوزیدوز	نقص آلفا ـ فوکوزیداز بر گلیکوپروتئین‌ها و گلیکولیپیدها تأثیر می‌گذارد.
موکوپلی ساکاریدها	
سندروم هانتر	ایدورنات سولفاتاز
سندروم سان فلیپو	هپارین ـ ان ـ سولفاتاز.
اسفینگو لیپیدوز	
گانگلیوزیدوز	نقص بتا ـ گالاکتوزیداز
بیماری کراب	نقص بتا ـ گالاکتوزیداز
بیماری تی ـ ساکس	هگزوزامینیداز A مؤثر بر گانلیوزیدها
بیماری گاچر	نقص بتا ـ گلوکوزیداز
بی‌نظمی‌های دیگر	
بیماری پمپه	نقص آلفا ـ کلوکوزیداز بر سوخت و ساز گلیکوژن تأثیر می‌گذارد.
بیماری وُلمن	نقص اسیدلیپاز بر متابولیسم کلسترول و تری گلیسرید تأثیر می‌گذارد.
نقص اسیدفسفاتاز	استرهای فسفات تحت تأثیر اسیدفسفاتاز قرار می‌گیرند.
سیستینوز	تجمع سیستین در لیزوزم‌ها بر سوخت‌ساز سیستین تأثیر می‌گذارد.

خودآزمایی ۷-۲

۱. دگرخواری و خودخواری را در لیزوزوم با هم مقایسه کنید و مکانیسم این دو نوع گوارش را شرح دهید.

۲. کرینوفاژی را توضیح دهید.

۳. شباهت اکروزوم و لیزوزوم در چیست؟

۴. چگونه بعضی از بیماری‌ها در اثر بی‌نظمی‌های لیزوزوم ایجاد می‌شوند؟ یک نمونه ذکر کنید.

۵. نقش لیزوزوم‌ها در شیمی درمانی چیست؟

میکروبادی‌ها (اجسام میکروسکوپی)

زیست‌شناسان یاخته ساختارهای کوچکی را در یاخته‌های جگر و اندامک‌های دیگر مشاهده کرده‌اند که اصطلاحاً میکروبادی نامیده می‌شوند سپس این اجسام در کلیه، پروتوزوآ، مخمر و بسیاری از انواع یاخته‌های گیاهی به مقدار فراوان مشاهده شدند. این اندامک‌ها، اغلب دایره‌ای یا تخم‌مرغی شکل‌اند و اندازه‌ی آنها در حدود اندازه‌ی میتوکندری‌ها و لیزوزوم‌هاست. میکروبادی‌ها به دو صورت دیده می‌شوند: آنهایی که آنزیم‌های پراکسیداز، کاتالاز، دی ـ امینواسید اکسیداز و یورات اکسیداز دارند، پراکسی‌زوم[1] نامیده می‌شوند. انواع دیگر را که حاوی آنزیم‌ها چرخه‌ی گلی اگزالات هستند، گلی اکسی‌زوم[2] گویند. درباره‌ی این دو نوع میکروبادی به‌طور جداگانه گفتگو می‌شود.

ساختار و ترکیب پراکسی‌زوم‌ها

پراکسی‌زوم‌ها در یاخته‌های گیاهی و جانوری وجود دارند. نام آنها از آب اکسیژنه (پراکسید هیدروژن[3]) گرفته شده که محصول فعالیت بسیاری از آنزیم‌های اکسایشی در پراکسی‌زوم‌هاست. این اندامک‌ها را می‌توان به‌وسیله‌ی آنزیم موجود در آنها، به‌نام «کاتالاز»، از دیگر اندامک‌ها تشخیص داد و به‌وسیله‌ی سانتریفوژ کردن افتراقی از یاخته‌های کبد به‌دست آورد. مطالعات میکروگراف الکترونی نشان می‌دهد که این اندامک‌ها در غشایی محتوی ماده‌ی زمینه‌ای یا بی‌شکل محصورند. در بسیاری حالات، ماده‌ی زمینه‌ای محتوی یک ماده‌ی بلورین مرکزی است که از بلورهای یورات‌اکسیداز تشکیل شده است. قطر این اندامک‌ها ۰/۶ تا ۰/۷ میکرومتر و تعدادشان در حدود ۷۰ تا ۱۰۰ عدد در هر یاخته است. غشای آنها نازک‌تر از غشای پلاسمایی اما بسیار شبیه به غشای آندوپلاسمی و غشای بیرونی میتوکندری است.

منشأ میکروبادی‌ها هنوز کاملاً شناخته شده است. براساس یک نظریه، میکروبادی‌ها از جوانه زدن شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌وجود می‌آیند و براساس نظریه‌ی

---

1. perexisome
2. glyoxysome
3. hydrogen peroxide

دیگر به‌وسیله‌ی مکانیسم‌هایی کاملاً مستقل از شبکه‌ی آندوپلاسمی تشکیل می‌شوند. میکروبادی‌ها ساختار ژنتیکی از خود ندارند، چون خود از اندامک‌های دیگر یاخته‌ای مانند شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌وجود می‌آیند.

آنزیم‌های پراکسی‌زوم‌ها

ماده‌ی زمینه‌ای پراکسی‌زوم آنزیم‌های فراوانی دارد که اکسایشی هستند. چنین آنزیم‌های واکنش‌هایی را که موجب انتقال الکترون‌ها و اتم‌های هیدروژن همراه می‌شوند، تسریع می‌کنند. اگر این آنزیم‌ها به‌صورت مجزا در پراکسی‌زوم‌ها وجود نداشتند، باعث جریان‌های متابولیسمی کوتاه در سیتوپلاسمی می‌شدند که منجر به افزودن اتم‌های هیدروژن به اکسیژن می‌گردید.

معمولی‌ترین آنزیم‌های موجود در غشا عبارت‌اند از: سیتوکروم b ۵ و NADH - سیتوکروم b ۵ ردوکتاز که به‌عنوان پروتئین‌های اساسی همراه شبکه‌ی آندوپلاسمی هستند. قسمت اعظم آنزیم‌های ماده‌ی زمینه را کاتالازها و پراکسیدازها تشکیل می‌دهند که باعث سوخت و ساز بسیاری از مواد می‌شوند. آنزیم‌های موجود در پراکسی زوم مربوط به متابولیسم آب اکسیژنه (پراکسید هیدروژن) هستند. این آنزیم‌ها عبارت‌اند از: یورات اکسیداز[1]، دی‌امینو اکسیداز[2] و α ـ هیدروکسیلیک اسیداکسیداز که از بافت‌ها آب‌اکسیژنه H_2O_2 تولید می‌کنند. آب اکسیژنه فراورده‌ی خطرناکی است که از نظر شیمیایی شدیدالعمل است. پراکسی زوم‌ها در اثر مبارزه با آب اکسیژنه، آنها را از بین می‌برند؛ بدین‌ترتیب که کاتالاز موجود در پراکسی‌زوم‌های همین یاخته‌ها آب اکسیژنه را به اجزاء بی‌زبان تجزیه می‌کنند.

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{کاتالاز}} 2H_2O + O_2$$

سه آنزیم مذکور در پراکسی زوم‌های پرندگان و دوزیستان به مقدار فراوان وجود دارند که پورین[3]ها را می‌سوزانند. علاوه بر این آنزیم‌ها، آنزیم‌های دیگر نیز به مقدار کم

1. urate oxidase
2. d – amino oxidasee
3. purine

در پراکسی زوم وجود دارند که عبارت‌اند از: هیدراتازها[1]، دهیدروژنازها[2]، ترانس‌امینازها[3] و ردوکتازها[4]. بعضی از این آنزیم‌ها در شبکه‌ی آندوپلاسمی ناصاف ساخته می‌شوند و به همین دلیل شبکه‌ی آندوپلاسمی را منشأ پراکسی‌زوم می‌دانند.

آنزیم‌های دی‌آمینو اکسیداز، اسیدهای آمینه را اکسیده می‌کنند. این عمل یکی از ویژگی‌های مهم یاخته برای ثابت نگاه‌داشتن رژیم پروتئینی است. پراکسی‌زوم‌های گیاهان سبز نیز محتوی آنزیم‌هایی هستند که واکنش‌های تنفسی نوری اکسایشی را که نوعی جریان کوتاه سوخت و سازی فتوسنتز انجام می‌دهند.

نقش پراکسی‌زوم‌ها

پراکسی زوم‌ها نقش‌های فراوانی دارند که مهمتر از همه تجزیه آب اکسیژنه است. این فراورده‌ی سمی بسیار خطرناک است و هنگام فعالیت سوخت و سازی یاخته به‌وجود می‌آید.

اخیراً معلوم شده است که پراکسی زوم‌های پستانداران توانایی اکسایش اسیدهای چرب را به واحدهای استیل کوآنزیم A دارند. در این واکنش، مولکول‌های اکسیژن و NAD^+ به‌عنوان گیرنده‌های الکترون به‌کار می‌روند. نظر بر این است که اکسایش اسیدهای چرب به مقدار زیاد در میتوکندری‌ها رخ می‌دهد، اما کشف کارنیتین اسیل ترانسفرازها[5] در پراکسی‌زوم‌ها امکان وقوع بتا ـ اکسایش[6] را در آنها می‌دهد.

مسیر بتا اکسایش با یک تفاوت، همانند همین مسیر در میتوکندری‌هاست. در پراکسی زوم‌ها دهیدروژنازها با اکسیژن واکنش می‌کنند و در نتیجه آب اکسیژنه تولید می‌شود که به آب و مولکول اکسیژن تجزیه می‌شود، درحالی‌که در میتوکندری‌ها، چون آنزیم کاتالاز وجود ندارد، فلاوین دهیدروژناز، الکترون خود را به زنجیره‌ی تنفسی می‌دهد.

---

1. hydratases
2. dehydrogenases
3. transaminases
4. reductases
5. Carntitine acyltransferases
6. β – oxidation

ساختار، ترکیب و نقش گلی‌اکسی‌زوم‌ها

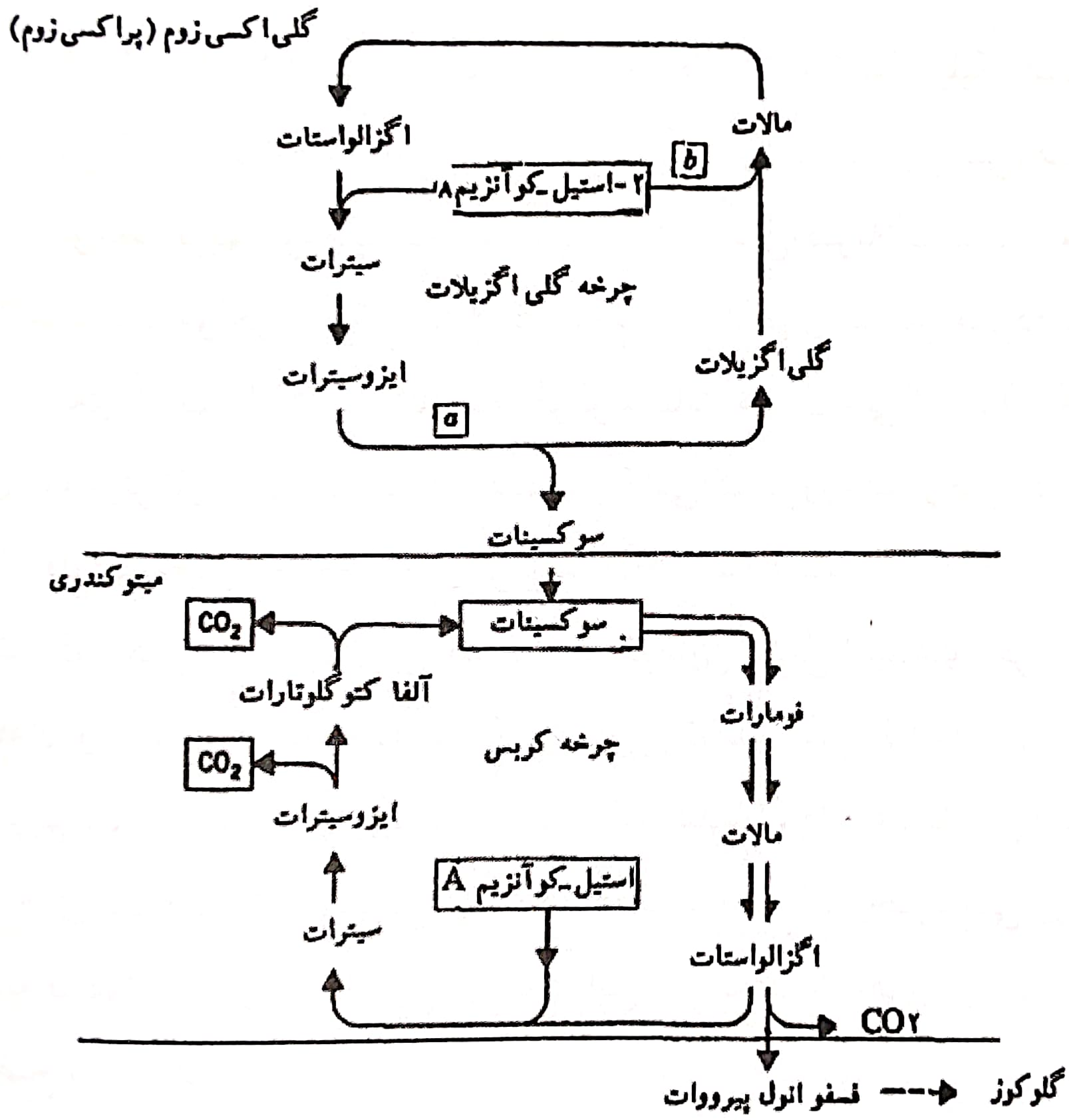
میکروبادی‌های موجود در یاخته‌های گیاهی از نظر شکل همانند پراکسی‌زوم‌ها هستند ولی از نظر محتویات آنزیمی با آنها تفاوت دارند. این اندامک‌ها، از نظر آنزیم‌های چرخه‌ی گلی‌اگزیلات بسیار غنی هستند و به همین جهت گلی‌اکسی‌زوم نامیده می‌شوند. در هنگام جوانه زدن دانه‌ها، چرخه‌ی گلی‌اگزیلات در گلی‌اکسی‌زوم در جریان است، درحالی‌که در مخمر و بعضی پروتوزوئون‌ها مانند تتراهیمنا، میتوکندری هم در این چرخه سهیم است.

چرخه‌ی گلی‌اگزیلات شکل تغییریافته‌ی چرخه‌ی تری‌کربوکسیلیک اسید است که در آن استیل کوآنزیم A با اگزالواستات، ایزوسیترات تشکیل می‌دهد. سپس ایزوسیترات توسط آنزیم ایزوسیتراتاز به سوکسینات و گلی‌اگزیلات تبدیل می‌شود. گلی‌اگزیلات با یک مولکول دیگر استیل کوآنزیم A، مالات را تشکیل می‌دهد. سپس مالات به‌وسیله‌ی آنزیم مالات سنتتاز به اگزالواستات مبدل می‌گردد (شکل ۷-۳). آنزیم‌های ایزوسیتراتاز و مالات سنتتاز فقط در گلی‌اکسی‌زوم‌ها وجود دارند. این اندامک‌ها فاقد آنزیم‌های چرخه‌ی تری‌کربوکسیلیک اسید هستند.

نقش گلی‌اکسی‌زوم‌ها قندزایی است، زیرا توانایی تبدیل اسیدهای چرب به قند را دارند. گیاهان و بسیاری از موجودات میکروسکوپی توانایی سنتز قندها را از واحدهای استیل‌کوآنزیم A، که خود از اسیدهای چرب تولید شده‌اند، دارا هستند. سوکسینات که هنگام چرخه‌ی گلی‌اگزیلات تشکیل می‌شود، اگزالواستات را به‌وجود می‌آورد (شکل ۷-۳) که به فسفوانول‌پیرووات تبدیل می‌شود. این چرخه در دانه‌های در حال جوانه‌زدن به‌طور واضح نشان داده شده است.

شبکه‌ی آندوپلاسمی منشأ گلی‌اکسی‌زوم است. آنزیم‌های متنوعی که در شبکه‌ی آندوپلاسمی دیده می‌شوند در گلی‌اکسی‌زوم‌ها نیز وجود دارند. شبکه‌ی آندوپلاسمی محتوی آنزیم‌های لازم برای سنتز و تبدیل فسفولیپید هستند که کمی بعد در گلی‌اکسی‌زوم نیز مشاهده می‌گردند. آنزیم‌های ایزوسیتراتاز، مالات سنتتاز و سیترات سنتتاز ابتدا در شبکه‌ی آندوپلاسمی و سپس در گلی‌اکسی‌زوم دیده می‌شوند. پژوهش‌های نوینی که با استفاده از پادتن‌ها انجام گرفته‌اند نشان می‌دهند که

گلی‌اکسی‌زوم‌ها از جوانه زدن شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌وجود می‌آیند. با وجود این بعضی از آنزیم‌های اختصاصی گلی‌اکسی‌زوم در شبکه‌ی آندوپلاسمی دیده نشده‌اند، لذا این نظر حاصل شده است که بعضی از آنزیم‌های موجود در آنها به‌طور انتخابی از سیتوسول گرفته می‌شوند. میکروبادی‌ها ساختار ژنتیکی از خود ندارند، چون خود از اندامک‌های دیگر یاخته‌ای، مانند شبکه‌ی آندوپلاسمی، به‌وجود می‌آیند. فهرست آنزیم‌های موجود در پراکسی‌زوم‌ها و گلی‌اکسی‌زوم‌ها در جدول ۷-۳ آمده است.



شکل ۷-۳. مقایسه‌ی چرخه‌ی گلی‌اگزیلات در گلی‌اکسی‌زوم (بالا) و چرخه‌ی کربس در میتوکندری (پایین) سوکسینات به‌عنوان فراورده‌ی چرخه‌ی گلی‌اگزیلات می‌تواند به گلوکز و قندها دیگر تبدیل شود. آنزیم‌های a و b ایزوسیترات لیاز و مالات سنتتاز هستند.

یاخته‌های جانوری گلی‌اکسی‌زوم ندارند، در عوض آنزیم‌های اکسیدکننده‌ی چربی را با تراکم پایین به‌صورت آزاد در سیتوپلاسم خود نگه می‌دارند.

جدول ۷-۳. آنزیم‌های موجود در پراکسی‌زوم و گلی‌اکسی‌زوم

کاتالاز
مالات‌دهیدروژناز
گلیکولات‌اکسیداز
گلوتامینات ـ اگزالواستات آمینوترانسفراز
NADP ـ ایزوسیترات، دهیدروژناز
اورات‌اکسیداز
گرانتین دهیدروژناز
مالات سنتتاز
گلیسرول فسفات‌دهیدروناژ
فاتی‌اسیل‌کوانیزم A سنتتاز
تیولاز
یوریکاز
آلانتوایناز
آمینواسیداکسیداز
گلی‌اگزیلات‌آمینوترانسفراز
آکونیتاز
ایزوسترات‌لیاز

خودآزمایی ۷-۳

۱. منشأ و نقش پراکسی‌زوم را شرح دهید.

۲. چه آنزیمی سبب تمایز پراکسی‌زوم از بقیه‌ی اندامک‌ها می‌شود؟

۳. تفاوت مسیر بتا ـ اکسایش را در پراکسی‌زوم و میتوکندری توضیح دهید.

۴. گلی‌اکسی‌زوم به یاخته‌های گیاهی اختصاص دارد یا جانوری؟

۵. چرخه‌ی گلی‌اکسالات در گلی‌اکسی‌زوم در چه هنگامی وجود دارد؟

۶. منشأ و نقش گلی‌اکسی‌زوم را شرح دهید.

واکوئول‌ها

یاخته‌های گیاهی از نظر داشتن حفره‌های ذخیره‌ای غشادار، با یاخته‌های جانوری تفاوت دارند. در یاخته‌های جانوری، یک‌سری از غشاهای درونی به هم ملحق شده و آنزیم‌های گوارشی بسیار متراکم شده را در حفره‌های متحرکی به‌نام لیزوزوم محصور

کرده‌اند. این لیزوزوم‌ها در یاخته گردش می‌کنند و ذرات و میتوکندری‌های از کار افتاده را جذب می‌نمایند غشاهای پایدار لیزوزوم‌ها آنزیم‌های گوارشی قوی آنها را از بخش‌های دیگر یاخته جدا می‌سازند. ثبات غشاها به صرف انرژی نیاز دارد، چون این غشاها مرتباً به‌وسیله‌ی آنزیم‌های خود گوارده می‌شوند.

در گیاهان، مصرف مواد زاید به‌طور غیرفعال صورت می‌گیرد؛ به این طریق که نیازی به مصرف مداوم انرژی جهت پایداری غشا، همانند ثبات غشای لیزوزوم‌ها، نیست. در گیاهان، حفره‌ها به هم متصل شده و یا بلوغ یاخته، تعداد حفره‌ها کم ولی اندازه‌ی آنها بزرگ می‌شود. هنگامی که نسبتاً بزرگ شدند، واکوئول خوانده می‌شوند. غشای واکوئول را تونوپلاست[1] و مایع درون آن را شیره‌ی واکوئولی گویند. این شیره کم و بیش چسبنده است ولی چسبندگی آن از سیتوپلاسم کمتر است. این شیره اغلب اندکی اسیدی است ولی ممکن است قلیایی نیز باشد.

در یاخته‌های مریستمی، غلظت واکوئول‌ها تقریباً برابر غلظت سیتوپلاسم است و بدون رنگ‌آمیزی مشخص نیستند ولی چنانچه آنها را با قرمز خنثی رنگ‌آمیزی کنیم، به‌خوبی قابل مشاهده‌اند. چون در یاخته‌های تمایزیافته محتویات واکوئول‌ها رقیق‌تر از سیتوپلاسم است، لذا بهتر دیده می‌شوند. در یاخته‌های بالغ گیاهی، همه‌ی واکوئول‌ها با هم یکی شده و واکوئول بزرگ مرکزی را به‌وجود می‌آورند که بیشتر فضای یاخته را اشغال می‌کند (شکل ۷-۴).

سیتوپلاسم به‌صورت لایه‌ی نازکی بین واکوئول و غشای یاخته قرار می‌گیرد. آنزیم‌های گوارشی و دیگر آنزیم‌ها و همچنین قندهای گوناگون و اسیدهای آمینه در واکوئول مرکزی وجود دارند. علاوه بر اینها، واکوئول به‌عنوان مخزن مواد زاید یاخته عمل می‌کند. چون هیچ بخشی از سیتوپلاسم از واکوئول مرکزی دور نمانده است، لذا پدیده‌ی انتشار وسیله‌ی مؤثری در مبادله‌ی مواد بین سیتوپلاسم و واکوئول است. آنزیم‌های گوارشی در واکوئول، در تراکم زیاد وجود ندارند، لذا آنچنان‌که آنزیم‌های گوارشی موجود در لیزوزوم‌های جانوری به غشا حمله می‌کنند، به غشای واکوئول‌ها آسیب نمی‌رسانند. احتمال دارد که این حقیقت بیانگر عمر طولانی‌تر گیاهان نسبت به

---

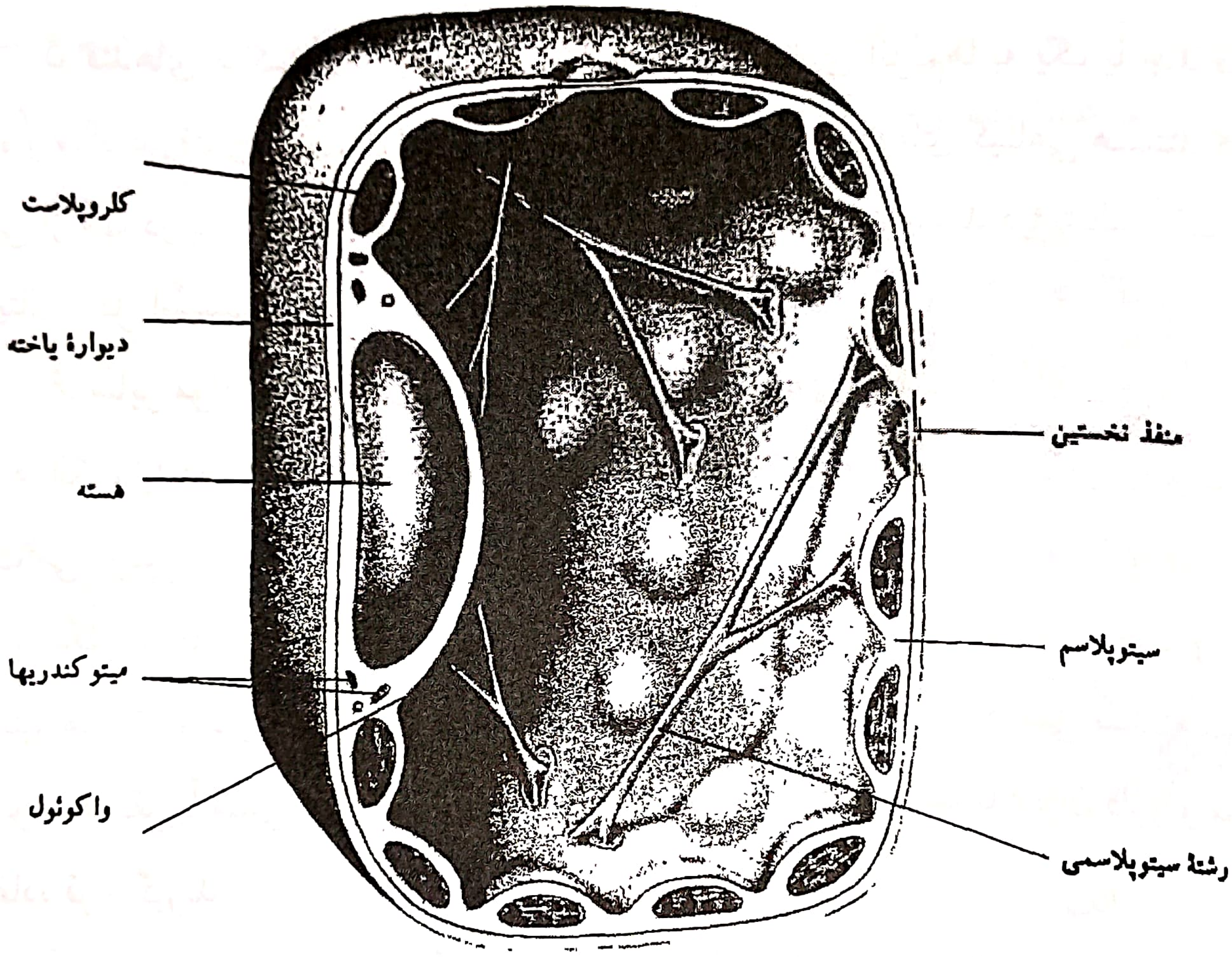
1. tonoplast

جانوران باشد.

مهم‌ترین مواد موجود در شیره‌ی واکوئولی به قرار زیرند:

۱. **گازها:** مانند اکسیژن، دی‌اکسید کربن، و نیتروژن.

۲. **نمک‌های کانی:** به‌طور کلی موادی هستند که از خارج وارد پیکر گیاه و همچنین وارد واکوئول می‌شوند. مانند نیترات‌ها، فسفات‌ها، سولفات‌ها، کربنات کلسیم و کلرورهای سدیم، پتاسیم، آهن و منیزیم.



شکل ۷-۴. بیشتر یاخته‌های گیاهی محتوی واکوئول بزرگ مرکزی هستند که قسمت اعظم یاخته را اشغال کرده است. سیتوپلاسم به‌صورت لایه‌ی نازکی بین واکوئول و غشای یاخته وجود دارد که در آن میتوکندری و سایر اندامک‌ها قرار گرفته‌اند.

۳. **اسیدهای آلی و نمک‌های آنها:** اسیدهای آلی موجود در شیره‌ی واکوئولی احتمالاً در سوخت و ساز و تنفس گیاه اهمیت فراوان دارند. مسلم است که وجود اسیدهای اصلی برای خود یاخته مفید نیست و باید به‌صورت CO2 یا نمک‌های کلسیم از یاخته دفع شوند. یکی از اسیدهای آلی که وجود آن در شناسایی گیاه اهمیت زیاد

دارد اسید اگزالیک است. علاوه بر اسید اگزالیک، اسیدهای دیگری چون اسید سیتریک، اسید مالیک و اسید تارتاریک در شیره‌ی واکوئولی وجود دارند.

۴. قندها: قندهای موجود در واکوئول ممکن است، گلوکوز، لوولوز یا ساکارز باشند اینولین یکی از قندهای واکوئولی است که همانند نشاسته است. ولی به‌وسیله‌ی ید آبی‌رنگ نمی‌شود. اینولین به ریشه‌های غده‌ای اختصاص دارد و به شکل رشته‌های متبلور مجتمعی است که مجموعه‌های کروی شکلی را به‌نام بلورهای کروی تشکیل می‌دهند.

۵. قندهای مرکب (هتروزیدها): این قندها به‌وسیله‌ی آنزیم‌ها به یک یا چند قند ساده و مواد غیرقندی دیگر تبدیل می‌شوند. هتروزیدها فراورده‌های گیاهی هستند که برخی از آنها در بیماری‌های قلبی مورد استفاده قرار می‌گیرند، مانند دیژیتالین[1] که از دیژیتال[2] (گل انگشتانه) به‌دست می‌آید.

۶. سایر مواد آلی: موادی هستند قبیل پروتئین‌های محلول در آب، چربی‌ها، تانن‌ها،الکالوئیدها و مواد رنگی گوناگون به‌ویژه آنتوسیانین[3]ها که در شیره‌ی واکوئولی یافت می‌شوند.

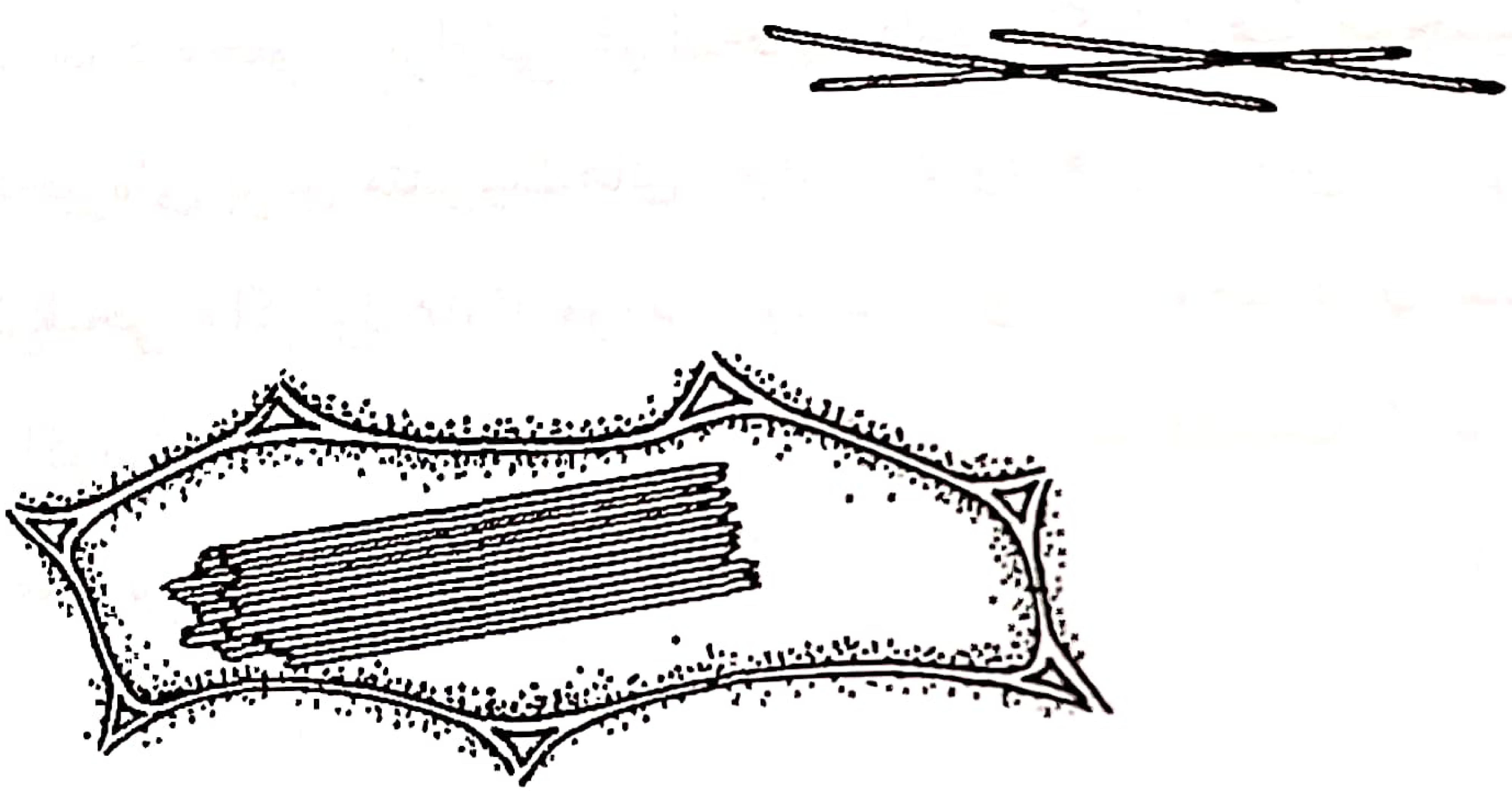
الکالوئیدها مواد نیتروژن‌دار با واکنش قلیایی هستند،تشکیل آنها با سوخت و ساز پروتئین‌ها ارتباط دارد. بنابراین احتمالاً از اسیدهای آمینه به‌وجود می‌آیند. همه‌ی الکالوئیدها تقریباً سمی هستند ولی ممکن است مقدار کمی از آنها به‌عنوان دارو و مورد استفاده قرار گیرند.

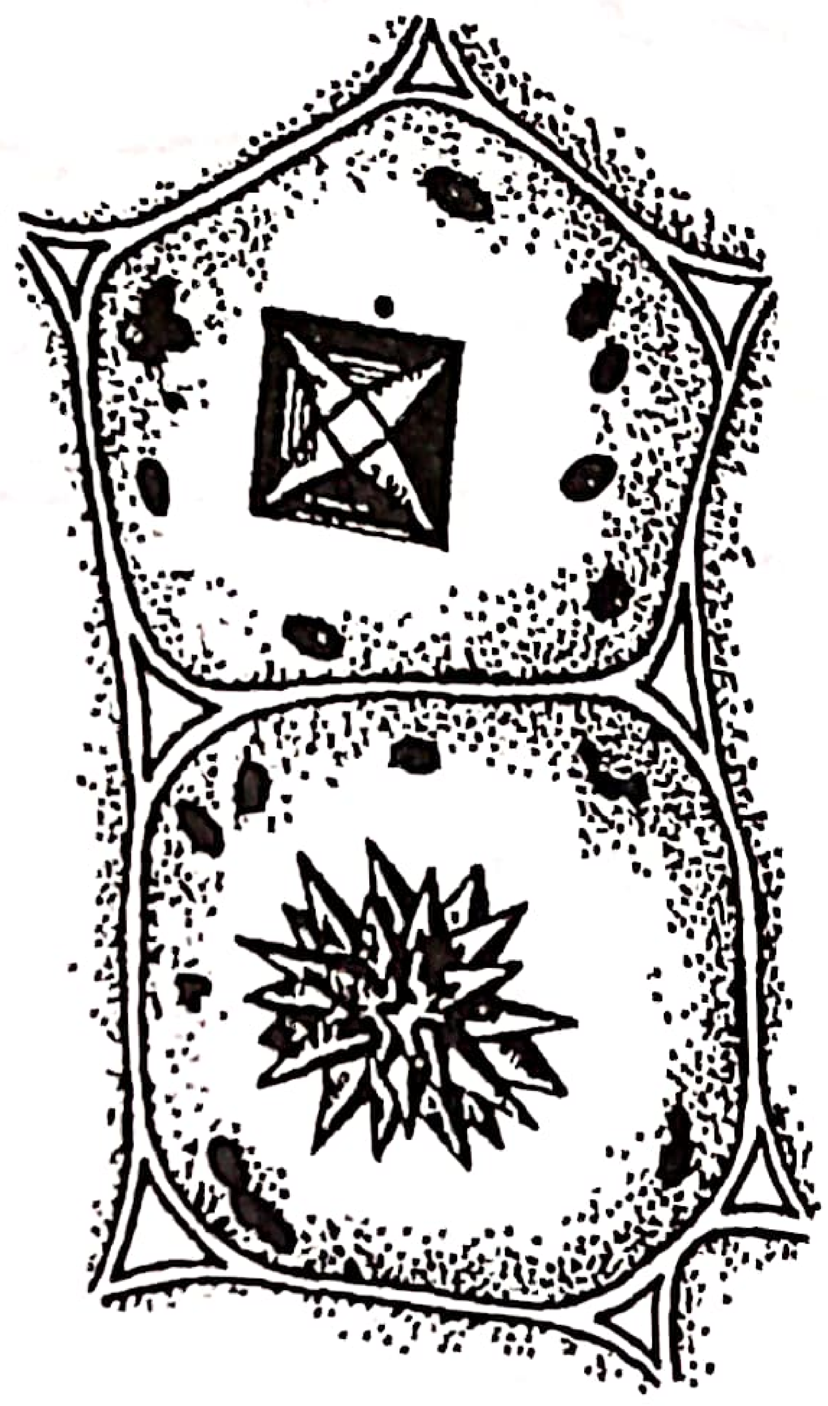
آنتوسیانین‌ها رایج‌ترین رنگدانه‌ی شیره‌ی واکوئولی هستند که جزء هتروزیدها به‌شمار می‌روند. رنگ قرمز بعضی از ریشه‌ها، برگ چغندر و همچنین رنگ قرمز، ارغوانی یا آبی گلبرگ‌ها یا قسمت‌های دیگر گیاه مربوط به انواع این رنگدانه‌هاست. همچنین رنگ زرد بعضی از گلبرگ‌ها مربوط به نوعی آنتوسیانین زرد رنگ به‌نام آنتوگزانتین[4] است (که جزء هتروزیدها به‌شمار می‌رود). آنتوسیانین‌ها همراه با کاروتنوئیدها و شاید تانن‌ها در تشکیل رنگ برگ‌های پاییزی نقش مهمی دارند.

---

1. digitalin
2. digitalis
3. anthocyanin
4. anthoxanthin

۷. بلورهای واکوئولی: در واکوئول یاخته‌های بسیاری از گیاهان انواع مختلف بلورهای مواد کانی و آلی یافت می‌شوند. بلورها از نظر ترکیبات شیمیایی متفاوت‌اند که از مهمترین آنها می‌توان بلورهای سوزنی شکل اگزالات کلسیم (رافیدها[1]) و نیز بلورهای سولفات کلسیم، کربنات کلسیم و سیلیس را نام برد. به نظر می‌رسد که اسید اگزالیک یکی از فراورده‌های سوخت و سازی پروتوپلاست باشد. اسید اگزالیک در غلظت‌های بالا برای پروتوپلاست مسموم‌کننده است. ولی وقتی با کلسیم ترکیب شده و به‌صورت اگزالات کلسیم درآمد،دیگر برای پروتوپلاست اثر سمی ندارد. بلورهای اگزالات کلسیم بیشتر اوقات به‌صورت بلورهای منفرد یا چندتایی پهلوی هم هستند. این بلورها غالباً چند وجهی و گاهی نیز به شکل ذرات شن دیده می‌شوند (شکل ۷–۵).


ب


الف

شکل ۷–۵. بلورهای اگزالات کلسیم: الف) دو یاخته‌ی پارانشیمی دمبرگ بگونیا (Bagonia). بلور در یاخته‌ی بالایی منفرد و در پایینی خوشه‌ای است. ب) بلورهای سوزنی منفرد و گروهی

منشأ واکوئول‌ها

برخی از دانشمندان معتقدند که واکوئول‌ها از جوانه زدن دستگاه گلژی به‌صورت وزیکول‌ها به‌وجود می‌آیند و سپس بزرگ‌تر شده و شکل واکوئول به خود می‌گیرند.

---

1. raphides

بعضی دیگر عقیده دارند که واکوئول‌ها شبکه‌ی آندوپلاسمی به‌وجود می‌آیند و نظر عده‌ای دیگر بر این است که غشای هسته به‌صورت زواید لوله‌ای واکوئول‌ها را تشکیل می‌دهد.

نقش واکوئول‌ها

واکوئول‌ها حاوی شیره‌ای سرشار از مواد غیرکلوئیدی و مواد آلی هستند. غلظت یونی شیره‌ی واکوئولی بیشتر از سیتوپلاسم است. نقش غشای واکوئولی نگهداری غلظت مواد محلول لازم در شیره‌ی واکوئولی است. در یاخته‌های نوعی جلبک به‌نام نیتلا[1]، جریان یون از غشای واکوئولی برای یون‌های سدیم، پتاسیم و کلر ۱۰۰ برابر جریان همین یون‌ها از غشای پلاسمایی است. این امر نشان می‌دهد که غشای واکوئولی نسبت به مواد محلول، تراوایی غیرانتخابی دارد. واکوئول‌ها همچنین به‌عنوان اندامک‌های ذخیره‌ای برای متابولیت‌های مفید یا افزوده‌های دفعی سمی شناخته شده‌اند. نقش ترشحی واکوئول‌ها،که مورد تأیید بسیاری از پژوهشگران است، هنوز مورد تردید است. واکوئول‌ها را باید محل ذخیره‌ی آب یاخته نیز دانست که در پدیده‌های اسمزی نقش به‌سزایی دارند. بنابراین نقش مکانیکی را در استحکام اندام‌های گیاهی ایفا می‌کنند.

خودآزمایی ۷-۴

۱. منشأ تشکیل واکوئول گیاهی را توضیح دهید.
۲. نقش‌های واکوئول گیاهی را نام ببرید.
۳. آیا غشای واکوئولی همانند غشای پلاسمایی تراوایی انتخابی دارد؟ مثال بزنید.
۴. انواع بلورهای واکوئولی را نام ببرید و جنس آنها را ذکر کنید.

خلاصه‌ی مطالب گفتار هفتم

لیزوزوم اندامکی تک‌غشایی است که محتوی آنزیم‌های هیدرولیتیک با طبیعت اسیدی است و در گوارش درون‌یاخته‌ای نقش دارد. چهار نوع لیزوزوم تشخیص داده شده

1. Nitella (chara)

است: ۱. لیزوزوم نخستین که از سطح بالغ دستگاه گلژی جدا می‌شود، ۲. لیزوزوم پسین (فاگولیزوزوم یا هترولیزوزوم یا واکوئول‌های دگرخوار) که از الحاق لیزوزوم‌های نخستین به واکوئول‌های سیتوپلاسمی که حاوی مواد برون‌یاخته‌ای هستند به‌وجود می‌آیند، ۳. واکوئول‌های خودخوار که از الحاق لیزوزوم نخستین به واکوئول‌های حاوی مواد درون‌یاخته‌ای تشکیل می‌شوند، ۴. لیزوزوم‌های پس‌مانده که گوارش مواد در آنها ناقص انجام گرفته است.

در مورد منشأ لیزوزوم نظریه‌های مختلفی وجود دارد که معتبرتر از همه فرضیه‌ی نویکوف است. لیزوزوم‌ها سبب گوارش خود نیز می‌شوند، اما یاخته‌ای که لیزوزوم‌ها در آن قرار دارند مرتباً آسیب گوارشی وارد شده به غشای محصورکننده‌ی لیزوزوم‌ها را ترمیم می‌کند.

نقش اساسی لیزوزوم‌ها شرکت در گوارش یاخته‌ای است که به سه صورت دگرخواری، خودخواری و کرینوفاژی رخ می‌دهد. دو نقش دیگر آن، نقش‌های ترشحی و لقاحی است. برخی از بیماری‌ها در اثر بی‌نظمی‌های لیزوزومی به‌وجود می‌آیند. اخیراً با وارد کردن دارو در لیزوزوم، به شیمی درمانی بیماران سرطانی می‌پردازند.

میکروبادی‌ها اندامک‌های دایره‌ای یا تخم‌مرغی شکلی تقریباً به اندازه‌ی میتوکندری‌ها و لیزوزوم‌ها هستند که به دوصورت پراکسی‌زوم‌ها و گلی‌اکسی‌زوم‌ها دیده می‌شوند. پراکسی‌زوم‌ها ذرات حاوی آنزیم‌های فراوانی نظیر پراکسیداز و کاتالاز هستند. پراکسی‌زوم‌های جداشده‌ی کبدی دارای آنزیم‌هایی برای سوخت و ساز آب‌اکسیژنه هستند. پراکسی‌زوم‌های پستانداران توانایی اکسایش اسیدهای چرب را به واحدهای استیل کوآنزیم A دارند، ضمناً در پراکسی‌زوم‌ها امکان وقوع بتا ـ اکسایش وجود دارد. مسیربتا اکسایش در پراکسی‌زوم‌ها با یک تفاوت شبیه به همین مسیر در میتوکندری‌هاست. پراکسی‌زوم‌های گیاهان سبز فرایند تنفس نوری را که نیاز به همکاری کلروپلاست‌ها دارد انجام می‌دهد.

گلی‌اکسی‌زوم‌ها فقط در یاخته‌های گیاهی دیده می‌شوند و در سوخت و ساز چربی‌ها از طریق چرخه‌ی گلی‌اگزیلات شرکت دارند. لذا نقش گلی‌اکسی‌زوم‌ها قندزایی است.

یاخته‌های گیاهی محتوی مخازن بزرگ مرکزی به‌نام واکوئول هستند که در آنها متابولیت‌ها، آنزیم‌های گوارشی و مواد زاید جمع می‌شوند. نقش واکوئول‌ها نگهداری غلظت مواد محلول در آن و همچنین ذخیره‌ی متابولیت‌های مفید یا فراورده‌های سمی دفعی است.

خودآزمایی کلی گفتار هفتم

۱. چهار ساختار لیزوزوم را شرح دهید.

۲. آنزیم‌های موجود در میکروبادی‌ها و لیزوزوم‌ها در کجا ساخته می‌شوند و چگونه به این اندامک‌ها می‌رسند؟ توضیح دهید.

۳. نقش لیزوزوم‌ها را به‌طور اختصار شرح دهید.

۴. چرا میکروبادی‌ها ساختار ژنتیکی از خود ندارند؟

۵. نام پراکسی‌زوم به علت وجود چه نوع ترکیب شیمیایی در آن است؟ و این اندامک چگونه با این ترکیب شیمیایی مبارزه می‌کند؟

۶. مسیر بتااکسایش را در پراکسی‌زوم‌ها و میتوکندری‌ها با هم مقایسه کنید.

۷. واکوئول‌های یاخته‌های جانوری چه نام دارند؟ آنها را با واکوئول‌های یاخته‌های گیاهی مقایسه کنید.

گفتار هشتم

میتوکندری و کلروپلاست

پیشگفتار

بیشتر ساختارهای غشادار در یاخته‌های یوکاریوت، از شبکه‌ی آندوپلاسمی منشأ می‌گیرند. با این حال، موارد استثنایی مهمی نیز وجود دارند. یاخته‌های یوکاریوت محتوی اندامک‌های پیچیده‌ای همانند یاخته‌اند و بیشتر زیست‌شناسان معتقدند که از باکتری‌های همزیست قدیمی مشتق شده‌اند. همزیست‌ها وظایف مشخصی را در یاخته‌های یوکاریوتی که آنها را دربر گرفته‌اند، انجام می‌دهند. بعضی از همزیست‌ها به موجودات ویژه‌ای اختصاص دارند، این‌ها را همزیست‌های اقلیت گویند. همزیست‌های اکثریت، چنانکه قبلاً در شرح نظریه‌ی همزیستی گفته شد، میتوکندری‌ها و یا کلروپلاست‌ها هستند. میتوکندری‌ها در همه‌ی یاخته‌های یوکاریوت و کلروپلاست‌ها در همه‌ی یوکاریوت‌های فتوسنتزی مانند جلبک‌ها و گیاهان سبز وجود دارند.

همزیست‌های فتوسنتزکننده، که گمان می‌رود به شکل کلروپلاست‌ها تحول یافته باشند، باکتری‌های هوازی فتوسنتزکننده‌ای هستند که حداقل به سه گروه مختلف تعلق دارند. درست مانند میتوکندری‌ها، ظاهراً بیشتر ژن‌های این همزیست‌های فتوسنتزی در طی تکامل، به هسته‌ی یاخته‌ای یوکاریوت انتقال یافته‌اند. از آنجا که فتوسنتز، مانند تنفس هوازی، روندی است که نیاز به حجره‌ی بسته‌ای دارد، لذا پیکر همزیست فرضی فتوسنتزکننده، به‌صورت پیکر کلروپلاست باقی مانده است.

تغییرات انرژی در یاخته با مداخله‌ی متیوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها انجام

می‌گیرد. این دو اندامک از بعضی جهات، برخلاف یکدیگر عمل می‌کنند. نقش کلروپلاست فتوسنتز است که در این روند انرژی نوری را به انرژی شیمیایی تبدیل می‌کنند. این انرژی در پیوندهای کووالانی میان اتم‌های مواد غذایی مختلف ذخیره می‌شود. نقش میتوکندری فسفوریل کردن اکسایشی مواد غذایی است. فتوسنتز یک روند انرژی خواه و میتوکندری یک روند انرژی‌زا است.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از: آشنایی با منشأ، ساختار، و نقش دو اندامک میتوکندری و کلروپلاست.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید، یعنی بتوانید:

۱. مشخصات ظاهری (شکل، اندازه، تعداد، محل، و چگونگی تشخیص) میتوکندری‌ها را شرح دهید.
۲. ساختار و ترکیب غشاها و ماده‌ی زمینه‌ای میتوکندری را توضیح دهید.
۳. نظرات مختلف درباره‌ی منشأ و چگونگی شکل‌گیری میتوکندری‌ها را بیان کنید.
۴. فرضیه‌های شیمیایی، ساختاری، کمیوسمزی، و نظرات اخیر درباره مکانیسم فسفریلاسیون اکسایشی در میتوکندری‌ها را توضیح دهید و آنها را با یکدیگر مقایسه کنید.
۵. ترکیب مجموعه‌های چهارگانه‌ی انتقال الکترون (مستقر بر روی ذرات بنیادی غشای میتوکندری) و نقش آنها در عملکرد میتوکندری را توضیح دهید.
۶. نقش اکسایشی مواد توسط میتوکندری را بیان کنید.
۷. چگونگی انتقال یون توسط حاملین غشای میتوکندری و تأثیر این انتقال را توضیح دهید.
۸. منشأ و مشخصات انواع پلاستیدها و چگونگی شکل‌گیری و منشأ کلروپلاست‌ها را بیان کنید.
۹. چگونگی جداسازی و مشخصات ظاهری (شکل، اندازه، تعداد) کلروپلاست‌ها را توضیح دهید.
۱۰. مشخصات و اجزاء چهارگانه‌ی ساختار کلروپلاست (پوشش، استروما، تیلاکوئید،

پلاستوگلوبول) را شرح دهید.

۱۱. ترکیبات تشکیل‌دهنده‌ی کلروپلاست‌ها و اهمیت هر یک را ذکر کنید.

۱۲. نقش و فعالیت کلروپلاست‌ها در پدیده‌ی فتوسنتز و خلاصه‌ی مکانیسم آن را توضیح دهید.

۱۳. نقش DNAی میتوکندریایی و کلروپلاست در فعالیت‌های این اندامک‌ها و رابطه‌ی آنها با DNAی یاخته را توضیح دهید.

میتوکندری

میتوکندری‌ها اندامک‌های سیتوپلاسمی کاملاً مشخص یاخته‌اند که نقش‌های متفاوتی در سوخت و ساز یاخته دارند. این اندامک‌ها را منبع انرژی یاخته گویند و تخصص آنها در ساختن نوعی انرژی شیمیایی به‌نام «ادنوزین تری فسفات»[1] (ATP) است. نقش غشای میتوکندری «فسفریل‌دار کردن اکسایشی»[2] است و به‌عنوان محل انتقال الکترون در تنفس یاخته‌ای به‌کار می‌رود. در میتوکندری‌ها آنزیم‌های فراوانی برای اکسایش ترکیبات مختلف وجود دارد.

وجود میتوکندری نخستین‌بار در سال ۱۸۹۰ توسط دانشمند معروف آلمانی به‌نام ریچارد آلتمن[3] گزارش شد و بیوبلاست[4] نام گرفت. در سال ۱۸۹۷، بندا[5] اجزاء اصلی آن را توصیف کرد و نام میتوکندریون[6] (میتوکندری) به آن داد. از سال ۱۸۹۷ به بعد، میتوکندری‌ها[7] به‌طور گسترده‌ای مورد مطالعه قرار گرفته‌اند و سرانجام به این نتیجه رسیدند که واکنش‌های طبیعی یاخته مانند اکسایش (اکسیداسیون) و کاهش (احیا) به‌وسیله‌ی متیوکندری‌ها صورت می‌گیرد. زیست‌شناسان یاخته با دستیابی به میکروسکوپ الکترونی توجه بیشتری به فراساختار[8] میتوکندری، مکانیسم انتقال و فسفوریلاسیون (فسفریل‌دار کردن) و همچنین منشأ آن مبذول داشته‌اند.

---

1. Adenosine triphoshate (ATP)
2. Oxidative phosphorylation
3. Richard Altman
4. bioblast
5. Benda
۶. Mitochondrion: مرکب از دو کلمه‌ی یونانی mito، به معنی نخ و chondrion، به معنی دانه است.
7. mitochondria
8. ultrastructure

محل و تعداد میتوکندری‌ها

میتوکندری‌ها در پروکاریوت‌ها وجود ندارند، اما در همه‌ی یاخته‌های یوکاریوت یافت می‌شوند. میتوکندری‌ها در رنگ‌آمیزی با سبز ژانوس «ب» قابل مشاهده‌اند. این رنگ واکنش ویژه‌ای با آنزیم‌های تنفسی نشان می‌دهد. میتوکندری‌ها به‌طور یکنواخت در سیتوپلاسم پراکنده‌اند. با وجود این در بعضی حالات، در جاهای نیازمند به انرژی فراوان مستقر می‌شوند. به‌عنوان مثال، در یاخته‌های ماهیچه‌ای، یاخته‌های ترشحی و تاژک، تراکم میتوکندری‌ها بسیار زیاد است، چون باید ATP را در دسترس آنها قرار دهد. در یاخته‌های ماهیچه‌ای، میوفیبریل‌ها (تارچه‌های ماهیچه‌ای) عناصر انقباضی هستند، لذا میتوکندری‌ها در اطراف آنها جمع می‌شوند. در یاخته‌های ترشحی میتوکندری‌ها در مسیر فعالیت ترشحی قرار می‌گیرند.

تعداد میتوکندری‌ها در یاخته‌های مختلف، متفاوت اما در هر یاخته تقریباً ثابت است. در عین حال، در یک یاخته‌ی مشخص تعداد میتوکندری‌ها ممکن است براساس فعالیت یاخته تغییر کند. بعضی تاژکداران، مانند کرومولینا[1] فقط یک میتوکندری دارند، درحالی‌که در آمیب غول‌پیکر[2] ممکن است تعداد 5×10^{5} میتوکندری وجود داشته باشد. به‌طور کلی، تعداد میتوکندری‌ها برحسب نیاز یاخته به انرژی است. در یک یاخته‌ی طبیعی کبد موش، تعداد میتوکندری‌ها ممکن است بین ۱۰۰۰ تا ۱۵۰۰ متغیر باشد. در یاخته‌های سرطانی تعداد میتوکندری‌ها کاهش می‌یابد. تعداد میتوکندری‌ها در یاخته‌های گیاهان سبز نسبت به یاخته‌های جانوری کمتر است، زیرا بسیاری از نقش‌های آنها توسط کلروپلاست‌ها انجام می‌شود.

ساختار و ترکیب شیمیایی میتوکندری‌ها

شکل میتوکندری در یک یاخته براساس مرحله‌ی فعالیت یاخته‌ای، از شکل دانه‌ای تا رشته‌ای متغیر است. میتوکندری‌ها در یاخته‌های مخمر کروی، در یاخته‌های کلیه بیضوی، در یاخته‌های کبد کشیده و در فیبروبلاست‌ها رشته‌ای هستند. در بعضی حالات یک انتهای میتوکندری مانند گشنیز متورم می‌شود.

---

1. chromulina
2. Chaos chaos

اندازه‌ی میتوکندری‌ها نیز متغیر است اما در بیشتر یاخته‌ها حدود ۰/۵ میکرون عرض و ۷ میکرون طول دارند که تقریباً برابر اندازه‌ی یک باکتری است. اندازه و شکل میتوکندری ممکن است با حالت متابولیسمی آن نیز تغییر کنند.

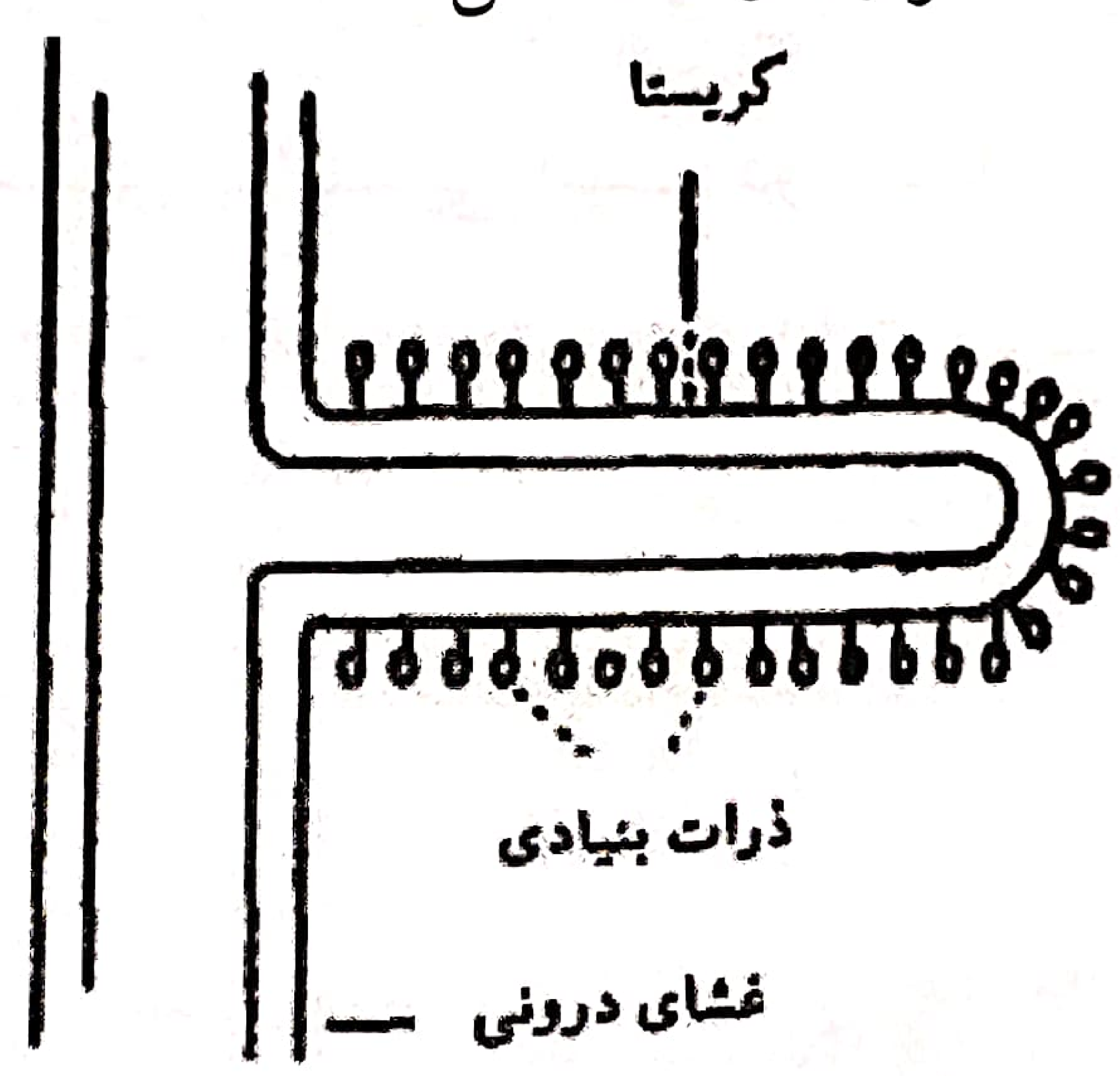
گرچه شکل و اندازه‌ی میتوکندری‌ها ممکن است متغیر باشد، با این حال میتوکندری‌ها طرح منظمی دارند. جزئیات ساختاری میتوکندری‌ها به‌وسیله‌ی پالاد گزارش شده است. میتوکندری‌ها از دو غشا تشکیل شده‌اند: غشای بیرونی صاف و غشای درونی چین‌خورده است و کریستا[1] نام دارد. وجود این چین‌خوردگی‌ها سبب افزایش سطح داخلی آن می‌شود. از آنجا که فعالیت‌های میتوکندری بیشتر در سطح همین غشا انجام می‌گیرد، در نتیجه میزان چین‌خوردگی می‌تواند در فعالیت این اندامک مؤثر باشد (شکل ۸-۱). محفظه‌ی میتوکندری که به‌وسیله‌ی این دو غشا دربر گرفته شده به‌صورت دو کیسه است که در درون یکدیگر قرار دارند. ضخامت هر غشا در حدود ۶۰ آنگستروم و همانند غشای پلاسمایی است. دو غشا از یکدیگر به‌وسیله‌ی فضای روشنی به عرض حدود ۶۰ تا ۸۰ آنگستروم جدا شده‌اند و حفره‌ی کیسه‌ی بیرونی با کیسه‌ی داخلی ارتباط ندارد. شکل کریستاها[2] نامنظم است، بعضی از آنها به‌صورت زایده‌های کرکی و بعضی دیگر همانند انگشت‌اند.



شکل ۸-۱. طرح میتوکندری

1. Crista
2. Cristae

در حجره‌ی درونی، ماده‌ی زمینه[1] قرار دارد که دارای مواد متراکم پروتئین مانند و همچنین دانه‌های متراکمی به‌نام ریز دانه (گرانول) است. چندی قبل نقشی برای این دانه‌ها شناخته نشده بود، اما امروزه آنها را محل اتصال کوتیون‌های دوظرفیتی می‌دانند. کریستا ممکن است در حجره‌ی درونی اندکی پیش‌رفتگی داشته باشد یا اینکه از یک‌سوی غشا به سوی دیگر آن گسترش یابد و یا به‌صورت تیغه‌های ساده یا لوله‌ای، چنگال‌مانند، یا سوراخ‌دار دیده شود. سطح درونی کریستا از اجسامی پوشیده شده است که برجسته و پایه‌ی ساقه مانند دارند. این ذرات را ذرات بنیادی[2] گویند (شکل ۸-۲). یک ذره بنیادی از یک صفحه‌ی پایه‌ای شش‌گوش، یک پایه و یک برجستگی به‌نام «جسمک» تشکیل شده است. هر یک از این ذرات محتوی چهار مجموعه‌ی انتقال الکترون هستند که دو مجموعه‌ی ۱ و ۲ در صفحه‌ی پایه‌ای، مجموعه‌ی ۳ در پایه و مجموعه‌ی ۴ در جسمک قرار دارند (شکل ۸-۳).



شکل ۸-۲. بخشی از میتوکندری که آرایش ذرات بنیادی را روی کریستا نشان می‌دهد.

سطح بیرونی غشای خارجی نیز دارای ذرات بنیادی است که از لحاظ نداشتن صفحه‌ی پایه‌ای و پایه با ذرات درونی تفاوت دارند. این ذرات به‌صورت برجستگی‌هایی به غشا چسبیده‌اند و حاوی NAD^+ متصل به دهیدروژنازها هستند، درحالی‌که ذرات درونی حاوی زنجیره‌ی تنفسی و سیستم انتقال الکترون‌اند.

چهار مجموعه‌ای که قبلاً شرح داده شد دارای ترکیب زیرند:

مجموعه‌ی ۱: NADH - کوآنزیم Q ردوکتاز؛ FMN ، سولفید آهن، یوبی

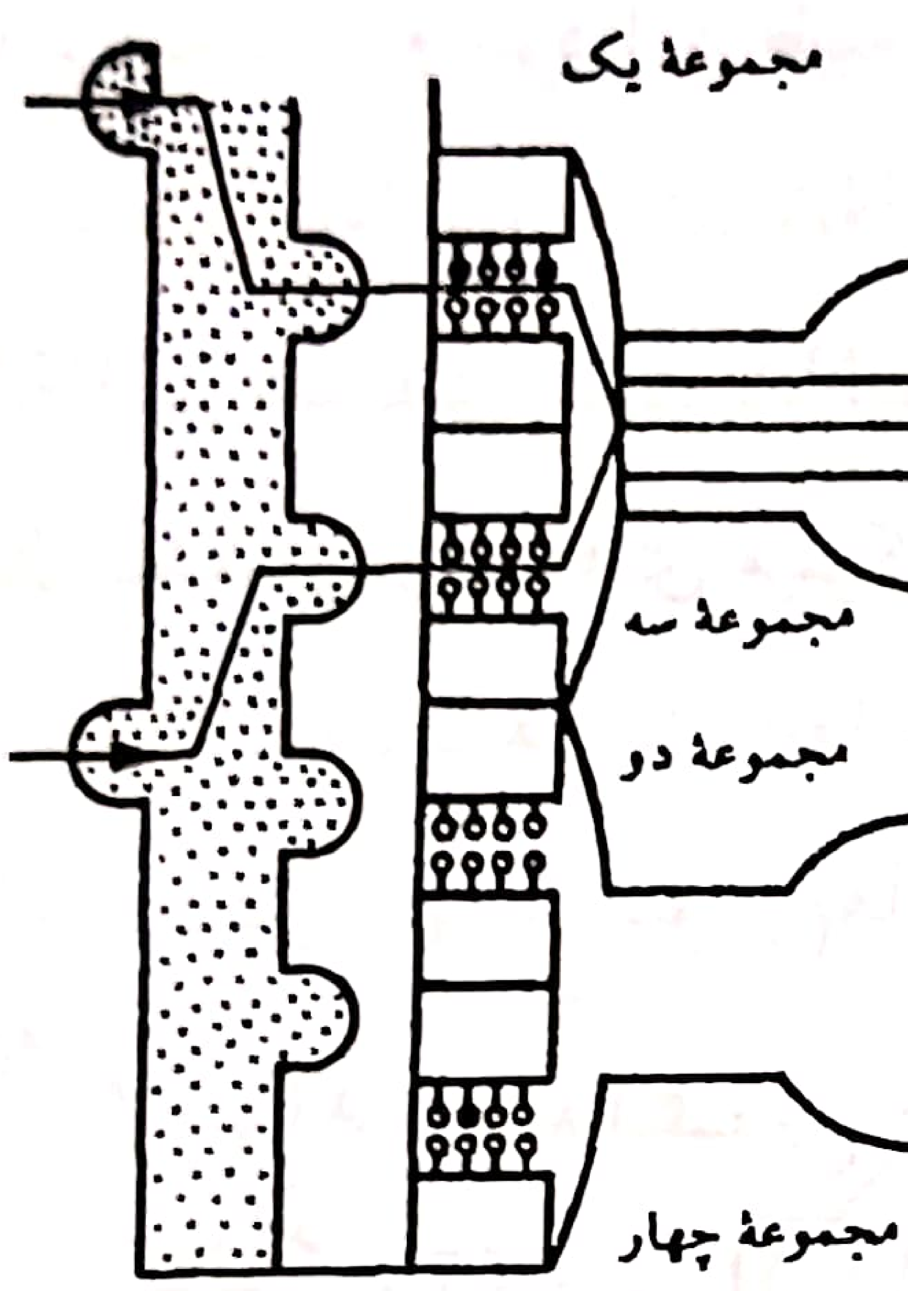
1. matrix
2. Elementary Particles (F1)

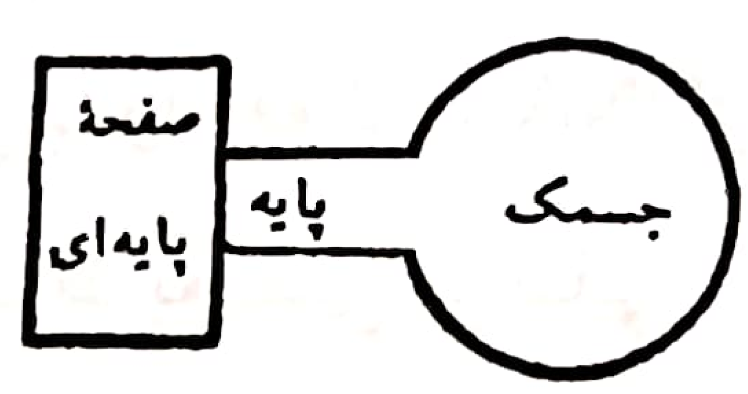
کوئینون[1]، چربی‌ها.

مجموعه‌ی ۲: سوکسینات ـ کوآنزیم Q ردوکتاز؛ +FAD، آهن، سیتوکروم b، چربی‌ها.

مجموعه‌ی ۳: کوآنزیم Q – سیتوکروم ردوکتاز C؛ سیتوکروم b، سیتوکروم C_1، آهن، یوبی کوئینون، چربی‌ها.

مجموعه‌ی ۴: سیتوکروم C اکسیداز؛ سیتوکروم a، a_3، مس، آهن.





یک ذرهٔ بنیادی (F1)

شکل ۸-۳. فراساختار غشای میتوکندری که محل سیستم انتقال الکترون را نشان می‌دهد. مجموعه‌های ۱ و ۲ در صفحه‌ی پایه‌ای، مجموعه‌ی ۳ در پایه و مجموعه‌ی ۴ در جسمک قرار دارد.

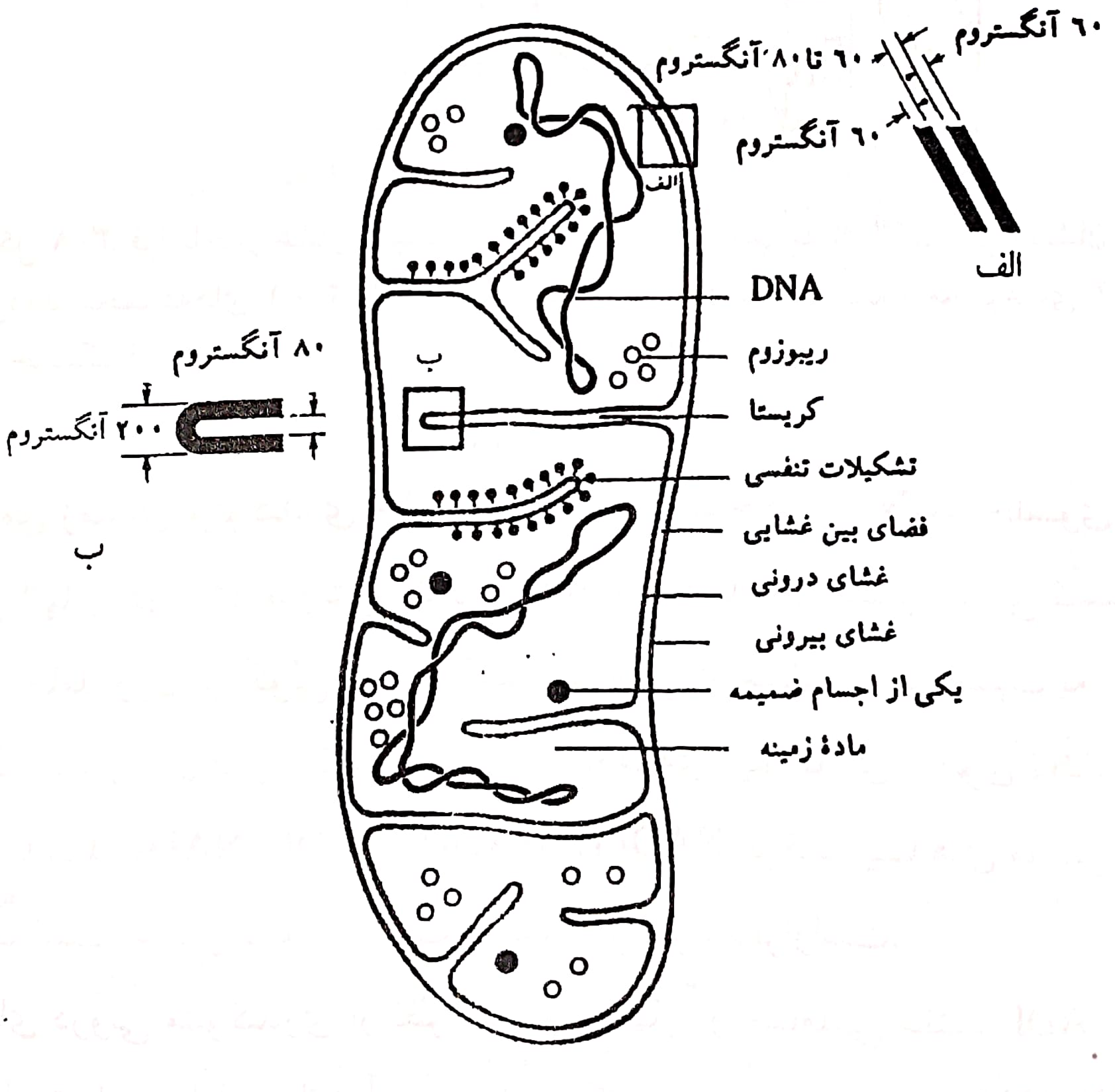
ماده‌ی زمینه‌ی میتوکندری حاوی ریبوزوم‌های کوچک و DNAی حلقوی است که توانایی آنها را در سنتز پروتئین نشان می‌دهد (شکل ۸-۴). غشای بیرونی نسبت به بیشتر مواد جامد وزن مولکولی کم تراواست، درحالی‌که غشای درونی نسبت به سدیم، پتاسیم، کلر، برم و یون‌های نیترات تراواست. محفظه‌ی میتوکندری محتوی تعداد زیادی کوآنزیم مانند +NAD، NADP، NADH، NADPH، نوکلئوزیدهای مونو، دی و تری‌فسفات است. غشای درونی نسبت به تمام این مواد ناتراواست.

غشای درونی متیوکندری از نظر آنزیم پرمئاز[2] و حاملینی مانند ADP و ATP بسیار غنی است. این حاملین مانند آنزیم عمل می‌کنند. وجود سیستم حامل ADP–ATP با

1. ubiquinone
2. permeases

استفاده از اتراکتیلوزید[1]، که مانع فعالیت این سیستم می‌شود، کشف شد. جدول ۸-۱، انتشار آنزیم‌ها را در میتوکندری نشان می‌دهد.

DNAی میتوکندری حلقوی است و در دو یا چند نسخه وجود دارد که به غشای درونی چسبیده و در ماتریس میتوکندری قرار دارند. DNAی میتوکندریایی، همانند DNAی هسته‌ای یوکاریوت‌ها، در تولید RNAهای ناقل، ریبوزومی، پیک و همچنین پروتئین‌ها نقش دارد. با وجود این طبیعت فرآورده‌های حاصل از DNAی میتوکندریایی با DNAی هسته‌ای متفاوت است. DNAی میتوکندریایی برای رونویسی و ترجمه نیاز به فعالیت DNAی هسته‌ای دارد. DNAی میتوکندریایی بدون فعالیت DNAی هسته‌ای نمی‌تواند فعال باشد. ریبوزوم‌های میتوکندری‌ها از لحاظ بعضی توانایی‌ها همانند ریبوزوم‌های پروکاریوت‌ها هستند. آنها شباهت‌هایی با ریبوزوم‌های یوکاریوت‌ها نیز دارند، اما ساختار دقیق آنها با ریبوزوم‌های پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها متفاوت است.



شکل ۸-۴. نمایش ساختار یک میتوکندری. این اندامک دارای غشایی دو لایه است، ماده‌ی زمینه‌ی محوطه‌ی درونی آن را پر می‌کند.

1. atractyloside

جدول ۸-۱. انتشار آنزیم‌ها در میتوکندری (حفظ کردنی نیست).

آنزیم	محل
مونوامین اکسیداز فاتی اسیدکوآنزیم A لیگاز کینوزنین هیدرولاز NADH- سیتوکروم ـ C ردوکتاز غیرحساس به رُتنون	غشای بیرونی
آنزیم‌های زنجیر تنفسی ATP سنتاز سوکسونیک اسید دهیدروژناز بتا ـ هیدروکسی بوتیرات دهیدروژناز کارنیتین فانی اسید اسیل ترانسفراز	غشای دورنی
ادنیلات کیناز نوکلئوزید دی فسفوکیناز	فضای بین غشایی
مالات دهیدروژناز ایزوسیترات دهیدروژناز فوماراز اکونیتاز سیترات سنتتاز آلفا ـ کتواسید دهیدروژناز آنزیم‌های بتا ـ اکسایش	ماده‌ی زمینه

خودآزمایی ۸-۱

۱. تخصص میتوکندری در چیست؟

۲. میتوکندری‌ها بیشتر در چه جاهایی یافت می‌شوند؟ مثال بزنید.

۳. چه رنگی معرف میتوکندری است؟ این رنگ چگونه عمل می‌کند؟

۴. چرا تعداد میتوکندری‌ها در یاخته‌های گیاهی کمتر از یاخته‌های جانوری است؟

۵. نقش گرانول‌ها (دانه‌های متراکم) در میتوکندری چیست؟

۶. ساختار و نقش ذرات بنیادی را شرح دهید.

۷. کوآنزیم‌های موجود در ماتریس (ماده‌ی زمینه) را نام ببرید.

نقش میتوکندری‌ها

میتوکندری‌ها از نظر آنزیم‌های مختلف غنی هستند و به همین دلیل نقش‌های گوناگون دارند. حدود ۷۰ آنزیم و کوآنزیم در میتوکندری‌ها وجود دارد. اساسی‌ترین نقش‌های میتوکندری عبارت‌اند از: ۱. فسفریلاسیون اکسایشی، ۲. چرخه‌ی کربوکسیلیک، ۳. اکسایش اسیدهای چرب، ۴. انتقال الکترون، ۵. انتقال یون.

فسفریلاسیون اکسایشی

میتوکندری‌ها به‌عنوان عامل فسفریلاسیون‌اکسایشی، یعنی تبدیل‌کننده‌ی انرژی و به‌وجودآورنده‌ی انرژی به شکل ATP، شناخته شده‌اند. روند فسفریلاسیون‌اکسایشی روندی پیچیده است که در آن انرژی اکسایشی تغییر شکل می‌یابد و به‌صورت واسطه‌ی فعال درمی‌آید. سپس این واسطه انرژی را به مولکول دیگری منتقل می‌کند و نهایتاً انرژی در پیوندهای فسفات درگیر شده و به‌صورت ATP درمی‌آید. چگونه انرژی اکسایشی به‌صورت ATP درمی‌آید؟

برای فسفریلاسیون‌اکسایشی، سه مکانیسم را می‌توان درنظر گرفت: نخستین مکانیسم که در سال ۱۹۵۳ توسط ای.سی.اسلاتر[1] پیشنهاد گردید، به‌عنوان فرضیه‌ی شیمیایی شناخته شده است. در این فرضیه، فسفریلاسیون‌اکسایشی منجر به تشکیل یک مولکول حدواسط سرشار از انرژی می‌شود. این واسطه احتمالاً یک مولکول پروتئین است. این روند احتمالاً به‌صورت زیر است:

$$AH_2 + B + X \rightleftharpoons A \sim X - BH_2$$

$$A \sim X + Y \rightleftharpoons X \sim Y - A$$

$$X \sim Y + Pi + ADP \rightleftharpoons X + Y + ATP + H_2O$$

AH_2 ماده‌ی احیا شده و B، واسطه‌ی دیگر است؛ X و Y نیز حاملین هستند.

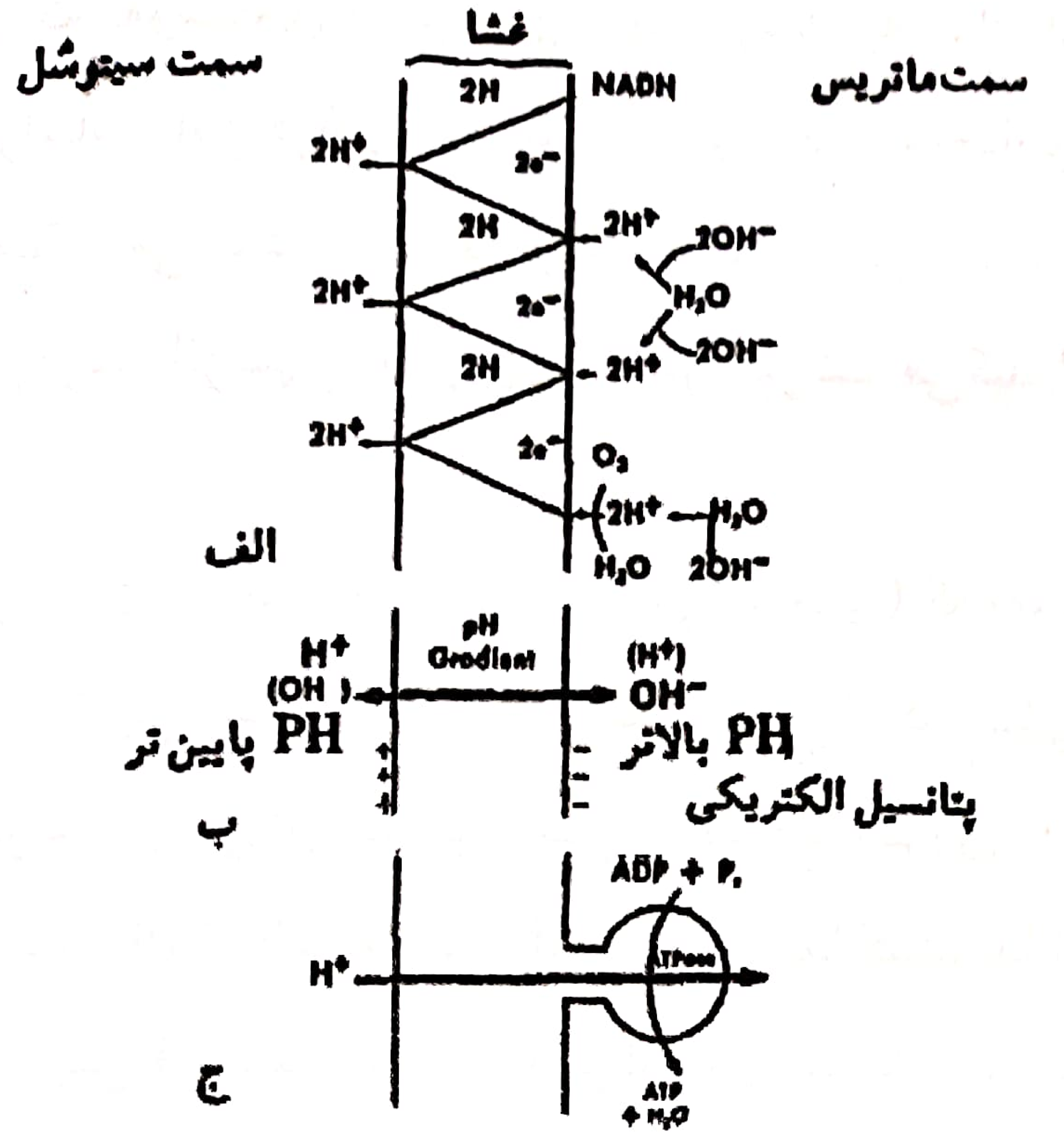
فرضیه‌ی شیمیایی براساس فسفریلاسیون سطح سوبسترا به هنگام گلیکولیز پیشنهاد شده است.

1. E.C. Slater

فرضیه‌ی دیگر که به‌وسیله‌ی پل‌بویر[1] پیشنهاد گردید، به‌عنوان فرضیه‌ی ساختاری پیشنهاد شده است. براساس این فرضیه، در مواد تنفسی تغییر ساختاری رخ می‌دهد که بعداً به ماده‌ی دیگر منتقل می‌شود، و این به نوبه‌ی خود سبب فسفریلاسیون ADP و تبدیل آن به ATP می‌گردد. آنزیمی که در این واکنش شرکت می‌کند ATP سنتتاز نام دارد.

«فرضیه‌ی کمیوسمزی»[2] (شیمیوسمزی یا شیمی اسمزی) که به‌وسیله‌ی پیترمیشل[3] پیشنهاد گردیده، مطلوب‌ترین مکانیسم برای فسفریلاسیون اکسایشی است. در این فرضیه، واسطه‌های سرشار از انرژی تشکیل می‌شوند که انرژی را به ADP منتقل می‌کنند. ولی چون دانشمندان نتوانستند این واسطه‌ها را جدا کنند، لذا این فرضیه کنار گذاشته شده است. در این فرضیه، غشای میتوکندری به‌عنوان ماده‌ی اساسی در فسفریلاسیون‌اکسایشی و در ضمن ناتراوا نسبت به یون‌های هیدروژن درنظر گرفته شده است. میشل پیشنهاد کرد که حالت الکترون‌ها در غشا در طول زنجیره‌ی تنفسی حاملین، شیبی از یون‌های هیدروژن را در عرض غشا به‌وجود می‌آورد. این شیب در اثر صدور یون‌های هیدروژن به محلول اطراف به‌وجود می‌آید، در این صورت الکترون‌ها در داخل باقی می‌مانند. کاهش سطح انرژی الکترون‌ها هنگام انتقال الکترون، در شیب یونی هیدروژن نگهداری می‌شود. سپس شیب یونی هیدروژن سرشار از انرژی سبب تشکیل ATP از ADP و یون فسفات کانی می‌گردد. در این واکنش، مولکول آب از ترکیب یون‌های H^+ و OH^- به‌وجود می‌آیند. سیمای اساسی فسفریلاسیون شیمی ـ اسمزی در شکل ۸-۵ نشان داده شده است. تشکیل ATP تا هنگامی ادامه دارد که مولکول‌های آب انتقال می‌یابند. در این واکنش، ATP سنتتاز همکاری می‌کند. در این سیستم، هر واسطه‌ای با پیوند سرشار از انرژی می‌تواند حضور داشته باشد.

1. Paul Boyer
2. Chemiosmotic hypothesis
3. Peter Mitchell



شکل ۸–۵. طرح فسفریلاسیون شیمی ـ اسمزی: الف) یون‌های هیدروژن هنگام انتقال الکترون از زنجیره یا غشای میتوکندری به طرف بخش C غشای درونی رانده می‌شوند؛ ب) این روند سبب تشکیل شیب PH و پتاسیل الکترونی در عرض غشا می‌شود؛ ج) این شیب سبب فعال شدن ATP سنتتاز و در نتیجه سنتز ATP از ADP و Pi می‌گردد.

با استفاده از داروهای ویژه‌ای که عبور هم‌ارزهای (اکوالان‌های) احیا شده را در زنجیره‌ی تنفسی متوقف می‌کنند، می‌توان از انجام فسفریلاسیون اکسایشی جلوگیری کرد. جداکننده‌هایی مانند ۲،۴ ـ دی‌نیتروفنل[1] موجب می‌شوند که فسفریلاسیون اکسایشی انجام نگیرد و در نتیجه ATP تشکیل نگردد، اما ممکن است تنفس یا ATP سنتتاز را تحریک کنند. الیگومایسین[2] نیز از فسفریلاسیون‌اکسایشی و همچنین تنفس جلوگیری می‌کند.

اخیراً پیشنهاد شده است که شیب یونی هیدروژن به‌تنهایی مسئول سنتز ATP نیست. سیستم‌های دیگری مانند تلمبه‌ی کلسیم (از شبکه سارکوپلاسمی) و تلمبه‌ی سدیم ـ پتاسیم (از غشای پلاسمایی) نیز در تشکیل شیب‌های یونی برای سنتز ATP سودمندند.

مجموعه‌های انتقال الکترون و زنجیره‌ی تنفسی

چنانکه قبلاً گفته شد، غشای میتوکندری دارای بعضی از پروتئین‌های زنجیره‌ی تنفسی

1. 2,4 - dinitrophenol
2. oligomycin

است که به‌عنوان حاملین الکترون به‌کار می‌روند. مجموعه‌های انتقال الکترون زنجیره‌ی تنفسی و فسفریلاسیون‌اکسایشی سیمای اساسی غشای درونی است که ۳۵٪ از پروتئین‌های غشا را تشکیل می‌دهند. این مجموعه‌ها به اختصار عبارت‌اند از:

مجموعه‌ی ۱ (NADH – Q – ردوکتاز). این مجموعه بزرگ‌ترین مجموعه‌ی انتقال الکترون است که در آن فلاوین مونونوکلئوتید (FMN) به‌عنوان گروه پروستتیک و شش مرکز سولفور آهن وجود دارد. FMN در غشای درونی قرار گرفته و در انتقال یون‌های هیدروژن در عرض بخش M (ماتریس) به طرف بخش C (سیتوسول) نقش دارد (شکل ۸–۵). این مجموعه همچنین دارای توانایی انتقال الکترون‌ها را از NADH به سیتوکروم Q است.

مجموعه‌ی ۲ (سوکسینات ـ Q ـ ردوکتاز). این مجموعه از دو زنجیر پلی‌پپتید تشکیل شده است و حاوی فلاوین ادنین دی‌نوکلئوتید[1] (FAD) و سه مرکز سولفور آهن است. آنزیم سوکسینات دهیدروژناز پروتئین اساسی است و محل اتصال آن روی بخش ماتریس است. این مجموعه در انتقال یون‌های هیدروژن شرکت نمی‌کند.

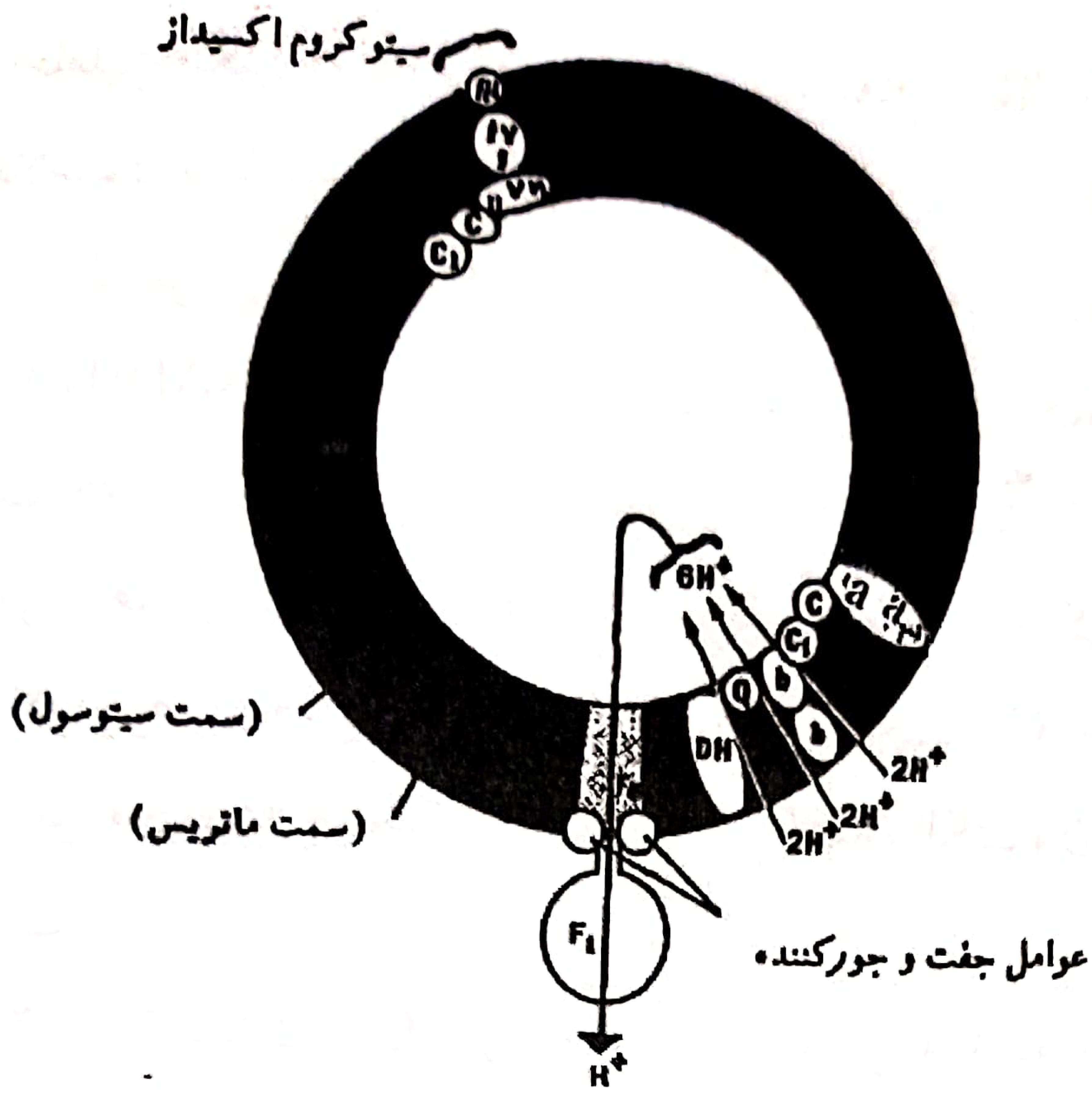
مجموعه‌ی ۳ (QH2 ـ سیتوکروم ـ C ـ ردوکتاز). این مجموعه از ۶ تا ۸ جزء تشکیل شده است و حاوی سیتوکروم‌های b، سیتوکروم C1 و پروتئین آهن ـ گوگرددار است. در این سیستم، سیتوکروم Q احیا شده به‌عنوان سوبسترا به‌کار می‌رود و الکترون‌های خود را به سیتوکروم C منتقل می‌کند.

مجموعه‌ی ۴ (سیتوکروم C ـ اکسیداز). این مجموعه از ۶ تا ۷ جزء تشکیل شده است و حاوی تعدادی زنجیر پلی‌پپتیدی است. ترکیبات اصلی آن سیتوکروم a ، a_3 و دو اتم مس است. در این سیستم، اکسایش نهایی هیدروژن رخ می‌دهد که به تشکیل آب می‌انجامد.

این چهار مجموعه با همکاری یکدیگر سبب انتقال الکترون‌ها می‌شوند. باید توجه داشت که این مجموعه‌ها و سیستم فسفریلاسیون درون غشای داخلی میتوکندری به‌طور نامتقارن سازمان یافته‌اند (شکل ۸–۶) و این تشکیلات مولکولی تنها با انتقال پروتون‌ها (H+) از طرف ماتریس غشا به طرف سیتوسول سازمان یافته‌اند.

---

1. Flavin adenine dinucleotide



شکل ۸-۶. توپوگرافی از وزیکولی که از غشای درونی میتوکندری منشأ گرفته است. در این شکل مجموعه‌های گوناگون تشکیل‌دهنده‌ی زنجیره‌ی تنفسی و ATP سنتتاز نشان داده شده است.

اکسایش مواد

از مطالعات آزمایشگاهی چنین برمی‌آید که میتوکندری جدا شده می‌تواند باعث اکسایش مواد گردد همزمان با این روند فسفات کانی از محیط ناپدید می‌شود و در نتیجه به تشکیل ATP می‌انجامد چرخه‌ی تری‌کربوکسیلیک[1] (چرخه‌ی کربس[2])، که در آن پیرووات اکسیده شده و به‌صورت دی‌اکسیدکربن و آب درمی‌آید، در میتوکندری رخ می‌دهد. همه‌ی آنزیم‌های چرخه‌ی مذکور، در این اندامک قرار دارند.

بتا ـ اکسایش اسیدهای چرب در میتوکندری‌ها انجام می‌شود. آنزیم‌هایی که در این روند شرکت می‌کنند، در غشاهای درونی و ماتریس میتوکندری‌های کبد و بافت‌های دیگر قرار دارند، یعنی در محلی که اکسایش رخ می‌دهد. فراورده‌ی نهایی بتا ـ اکسایش، استیل کوآنزیم A است که می‌تواند برای اکسایش بیشتر در چرخه‌ی اسیدتری‌کربوکسیلیک وارد شود.

1. Tricarboxylic acid cycle
2. Krebs cycle

انتقال یون

مهم‌ترین نقش میتوکندری، انتقال یون از غشای خود است. حاملین ویژه یا پرمئازها، با غشای درونی همراه‌اند تا انتقال مواد مختلف یا یون‌ها، مانند ATP، -PO4، سوکسینات، مالات، ایزوسیترات، گلوتامات، آسپارات، بی‌کربنات و a ـ کترگلوتارات را انجام دهند. مهم‌ترین سیستم حامل، سیستمی است که در انتقال ATP – ADP و فسفات دخالت دارد. حاملین ویژه‌ای سبب وارد شدن ADP و فسفات به ماتریس میتوکندری و خروج ATP از ماتریس به سیتوپلاسم می‌شوند. همکاری سیستم حمل‌کننده‌ی ویژه‌ای برای ATP – ADP با به‌کار بردن بازدارنده‌هایی که از عبور ATP و ADP جلوگیری می‌کنند، به اثبات رسیده است.

غشای درونی میتوکندری نسبت به بسیاری از مواد، مانند قندهای ساده (گلوکوز)، آنیون‌های کلروبرم، کاتیون‌هایی مانند پتاسیم و سدیم ناتراواست. این غشا نسبت به NAD^+، NADP، AMP، CDP، CTP، GDP، GTP و کوآنزیم‌های ویژه‌ای مانند کوآنزیم A و استیل‌کوآنزیم A نیز ناتراواست. هنگامی که حاملین تحت تأثیر شیب غلظت قرار می‌گیرند، به‌طور طبیعی در یک جهت عمل می‌کنند و حرکت به سوی پایین شیب غلظت است. با وجود این، حاملین می‌توانند در جهت عکس عمل کنند، همچنین هنگامی که حاملین با حاملین الکترون همراه‌اند. این روند با مثالی از فسفات نشان داده شده است. فسفات به علت شیب الکتروشیمیایی ایجاد شده به‌وسیله‌ی حاملین الکترون، در میتوکندری جمع می‌شود.

جذب یون‌های کلسیم و استرونسیم، محرک روند تنفسی است. یون کلسیم همچنین در مکانیسم انقباضی کمک می‌کند. ورود یک یون غالباً با خروج یون دیگر همراه است و بدین‌ترتیب بین یون‌های انتقالی درونی و بیرونی تعادل برقرار می‌شود. به‌عنوان مثال، همزمان با جذب یون‌های کلسیم و منیزیم و سدیم، یون‌های پتاسیم نیز از محیط پیرامون جذب می‌شوند. یون‌های کلسیم و احتمالاً منیزیم و منگنز همراه با یون‌های فسفات از عرض غشا عبور می‌کنند.

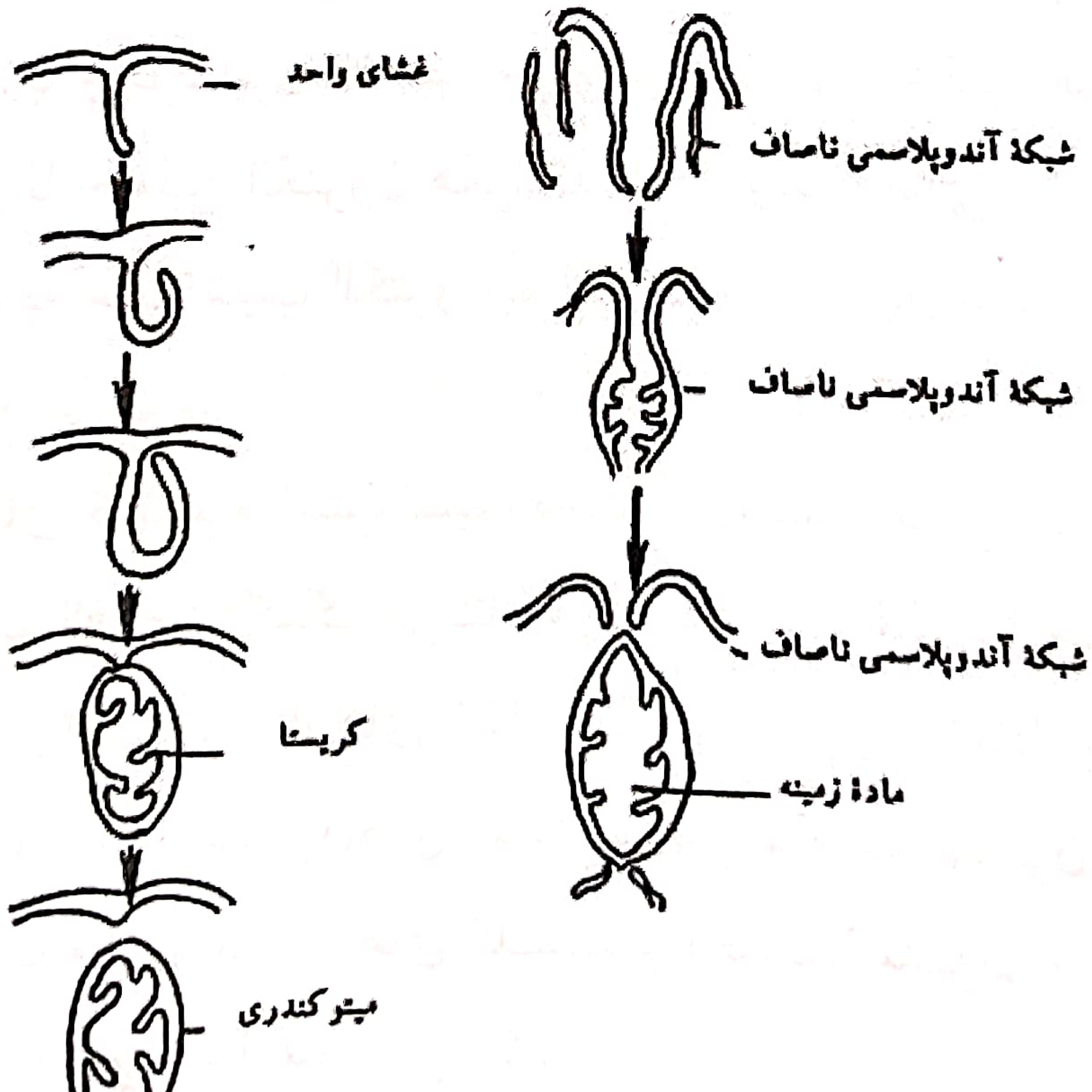
منشأ میتوکندری

از زمان کشف میتوکندری، توجه بسیاری از دانشمندان به منشأ آن جلب گردیده و در

این مورد سه حالت در نظر گرفته شده است: الف) ساخت میتوکندری جدید، ب) تغییر سیستم غیرمیتوکندریایی به میتوکندری، ج) به‌وجود آمدن میتوکندری از میتوکندری قبلی.

الف) ساخت میتوکندری جدید در یاخته‌های گوناگون مطالعه شده است. فرض بر این است که برای ایجاد میتوکندری‌ها، حفره‌های ستیوپلاسمی تشکیل می‌شوند، که این روند با جوانه زدن و تغییر غشای پلاسمایی همراه است. جوانه‌ها رشد می‌کنند و در آن حجره‌هایی به‌وجود می‌آیند و بدین‌ترتیب کریستا تشکیل می‌شود.

ب) تغییر سیستم غیرمیتوکندریایی به میتوکندری. مطالعه‌ی یاخته‌های کبد موش و تارهای عصبی «خرچنگ ماهی»[1] نشان می‌دهد که میتوکندری‌ها از غشای پلاسمایی چین‌خورده و شبکه‌ی آندوپلاسمی منشأ گرفته‌اند (شکل ۸-۷). در بعضی حالات میتوکندری‌ها از لایه‌لایه شدن غشای هسته به‌وجود می‌آیند. چنانکه قبلاً گفته شد به علت شباهت‌های فراوان میتوکندری‌ها به باکتری‌ها، برخی معتقدند که میتوکندری‌ها در اصل باکتری‌هایی بوده‌اند که با یاخته‌های یوکاریوت همزیستی داشته‌اند. لذا می‌توان گفت که آنها از تکامل پروکاریوت‌های هوازی به‌وجود آمده‌اند.



شکل ۸-۷. دو طرح ممکن از تشکیل میتوکندری

1. Crab fish

ج) چون میتوکندری‌ها DNA دارند، لذا می‌توانند همانندسازی کنند. هر میتوکندری محتوی یک یا چند مولکول DNA است که در بخش مرکزی آن قرار دارد. عقیده بر این است که همانندسازی DNAی میتوکندری در درون آن صورت می‌گیرد ولی میزان سنتز DNAی میتوکندری به‌وسیله‌ی هسته کنترل می‌شود. مقدار RNAی موجود در میتوکندری حداقل ۲۰ بار بیش از DNA است، و تقریباً همه‌ی انواع مولکول tRNA در آن موجود است. وجود mRNA و ریبوزوم‌ها در میتوکندری نشان می‌دهد که سنتز پروتئین به‌طور کامل در درون میتوکندری انجام می‌شود.

منشأ میتوکندری از میتوکندری قبلی، با استفاده از کولین[1] نشاندار در نمونه‌ی جهش یافته‌ی نیازمند به کولین به‌نام نوروسپوراکراسا[2] ثابت شده است. کولین نشاندار را درلسیتین میتوکندری وارد کردند. پس از آنکه تعداد میتوکندری‌ها به سه برابر رسید، یاخته‌ها بررسی شدند، و هر یک از میتوکندری‌ها محتوی کولین نشاندار بودند درحالی‌که آنها قبلاً در معرض کولین نشاندار قرار نگرفته بودند. وجود DNA، RNA و پروتئین و همچنین سیستم سنتز فسفولیپید و مسیرهای پیچیده‌ی متابولیسمی، همه دلیل بر منشأ میتوکندری از میتوکندری قبلی است.

روند تقسیم به‌طور دقیق در یاخته‌های هلا[3] و نوروسپورا تعقیب شده است. در این مکانیسم ابتدا غشای میتوکندری رشد می‌کند و سپس تکثیر آنها صورت می‌گیرد. این عمل با تمایز و حجره‌بندی دنبال می‌شود (شکل ۸-۸). در مرحله‌ی رشد، سطح غشا افزایش می‌یابد و اندامک دراز می‌شود، و سپس کریستاها تشکیل می‌شوند و حجره‌هایی را به‌وجود می‌آورند. سپس در اثر یک انقباض، دو میتوکندری دختر از یکدیگر جدا می‌شوند.



شکل ۸-۸. تقسیم میتوکندری‌ها

1. choline
2. Nurospora crassa
3. Hela

خودآزمایی ۸-۲

۱. نقش‌های میتوکندری را نام ببرید.

۲. مکانیسم فرضیه‌ی شیمیایی را برای فسفریلاسیون اکسایشی شرح دهید.

۳. دو فرضیه‌ی تغییر ساختاری و شیمی اسمزی را (برای فسفریلاسیون اکسایشی) با هم مقایسه کنید.

۴. نقش هر یک از چهار مجموعه‌ی زنجیره‌ی تنفسی را (برای هر کدام یک سطر) بنویسید.

۵. DNAی میتوکندری در کجا قرار دارد؟ آیا این DNA به پروکاریوت‌ها بیشتر شباهت دارد یا به یوکاریوت‌ها؟ در این‌باره توضیح دهید.

۶. چه نشانه‌هایی سبب می‌شوند که منشأ میتوکندری را از میتوکندری قبلی بدانیم.

کلروپلاست

کلروپلاست‌ها[1] محل انجام روند فتوسنتزند. البته بسیاری از واکنش‌های مربوط به سنتز اسید نوکلئیک، پروتئین و متابولیسم مواد لیپیدی نیز در آنها صورت می‌گیرد. این اندامک‌ها همانند مخزنی برای نمک‌های کانی و بخشی از فراورده‌های فتوسنتزی از جمله هیدرات‌های کربن هستند. کلروپلاست‌ها در سلسله گیاهی، به‌جز میکسومیست‌ها[2] و قارچ‌ها[3]،وجود دارند. کلروپلاست‌های فعال در زیر میکروسکوپ الکترونی به‌صورت گرانوم‌ها و تیلاکوئیدهای ورقه‌ای در ماده‌ی زمینه‌ای به‌نام استروما[4] دیده می‌شوند. کلروپلاست‌ها به گروه پلاستیدها[5] تعلق دارند. نام این پلاست به علت وجود رنگدانه‌ی سبز کلروفیل در آنهاست.

پلاستیدها

پلاستیدها اندامک‌های کوچکی هستند که در اغلب یاخته‌های گیاهی وجود دارند. انواع

---

1. chlorolasts
2. Myxomycetes
3. Fungi
4. stroma
5. plastids

آنها عبارت‌اند از:

۱. پروپلاستیدها[1]: پلاستیدها در یاخته‌های فعال در حال تقسیم (مریستم‌ها) شکل بسیار ساده‌ای دارند. این پلاستیدها را پروپلاستید گویند که قطرشان در حدود یک میکرومتر است و بدون رنگدانه‌اند. وجود پلاستوگلوبول[2] منفرد در این اندامک سبب تشخیص آن از میتوکندری‌ها می‌شود.

۲. امیلوپلاست‌ها[3]: پروتوپلاستیدها هنگام تمایزیابی ممکن است به اندامک‌های بی‌رنگ و حاوی نشاسته به‌نام امیلوپلاست تبدیل شوند. امیلوپلاست را می‌توان در ریشه و اندام‌های ذخیره‌ای گیاه مشاهده کرد.

۳. لوکوپلاست‌ها[4]: این اندامک‌ها بی‌رنگ از رشد پروپلاستیدها به‌وجود می‌آیند، مانند لوکوپلاست‌های یاخته‌های جنینی، بشره‌ای و گلبرگ‌های سفید رنگ. لوکوپلاست‌ها محتوی وزیکول‌هایی شبیه به تیلاکوئیدها و تعدادی پلاستوگلوبول هستند (شکل ۸-۹).

۴. اتیوپلاست‌ها[5]: پلاستیدهای حاوی چربی و روغن‌های اساسی را اتیوپلاست گویند. هنگامی که نهال در تاریکی رشد می‌کند، پروپلاستیدها حاوی چربی و روغن می‌شوند و نمی‌توانند به‌صورت کلروپلاست فعال تمایز یابند. اتیوپلاست‌ها محتوی چندین پلاستوگلوبول هستند که ممکن است به‌صورت گروهی یا منفرد ظاهر شوند. اتوپلاست‌ها در اثر نور رشد می‌کنند.

۵. کروموپلاست‌ها[6]: این پلاستیدها که با داشتن رنگدانه‌ها مشخص می‌شوند به دو گروه تقسیم می‌گردند: ۱. کروموپلاست‌های فعال فتوسنتزی، ۲. کروموپلاست‌های غیرفعال فتوسنتزی. کروموپلاست‌های فعال فتوسنتز حاوی مواد رنگینی چون کلروفیل a، کاروتن[7] و فیکوبیلین[8] هستند. چهار نوع کروموپلاست وجود دارد: ۱. کلروپلاست‌ها که معمولاً در گیاهان سبز وجود دارند، با حضور کلروفیل a و b به نسبت ۳ به ۱

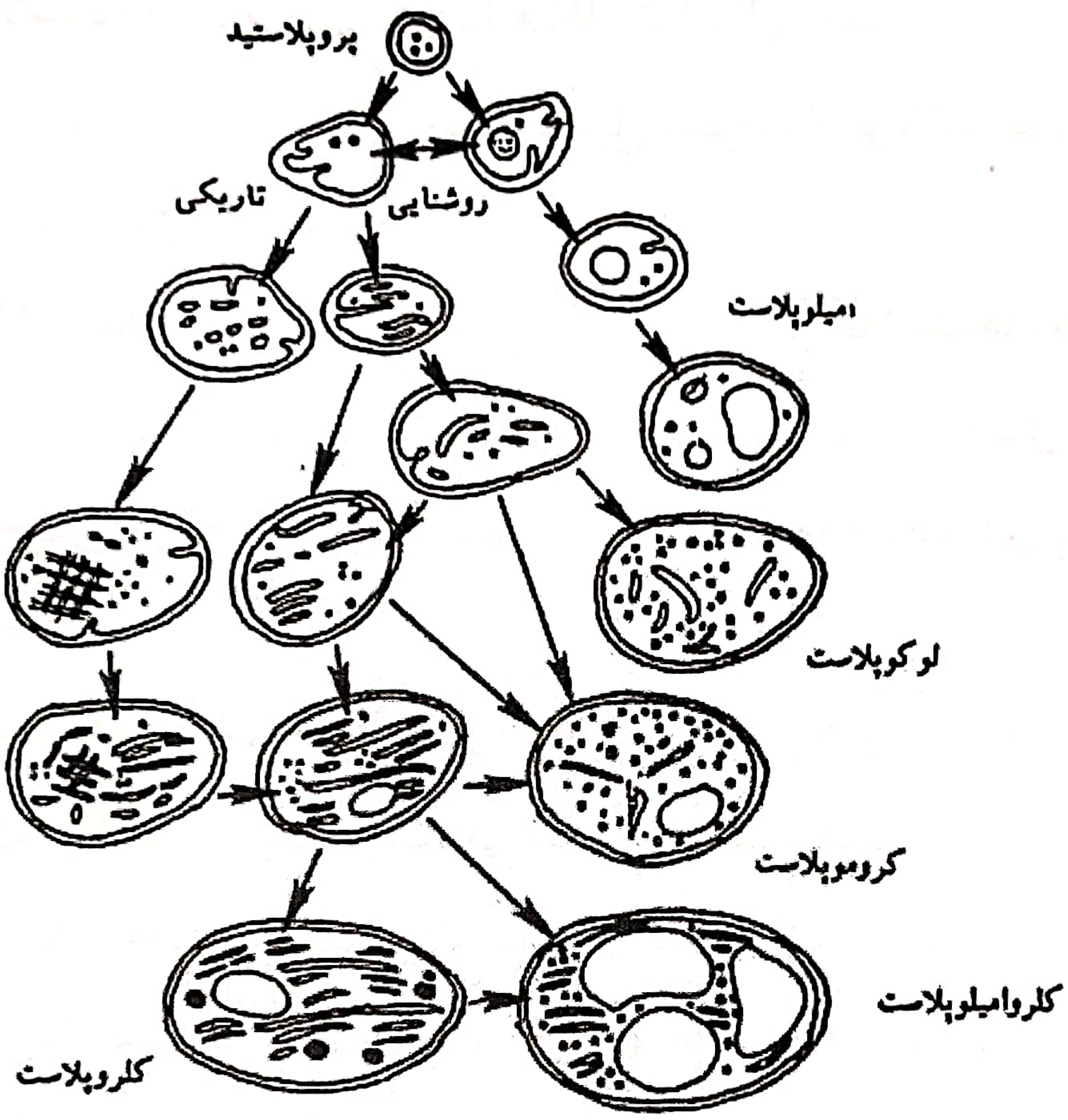
---

1. proplastids

۲. Plastoglobule: دانه‌ی محتوی لیپید

3. amyloplasts
4. leucoplast
5. etioplasts
6. chromoplast
7. carotepoid
8. phycobilin

مشخص می‌شوند، ۲. فئوپلاست‌ها[1] که محتوی کاروتن قهوه‌ای،کلروفیل a، و کلروفیل c هستند (مانند دیاتوم‌ها[2]، جلبک‌های قهوه‌ای[3] و دینوفلاژلات‌ها[4])، ردوپلاست‌ها[5] محتوی کلروفیل a، کلروفیل d همراه با پروتئینی به‌نام فیکوبیلین و فیکواریترین[6] هستند (مانند جلبک‌ها قرمز)، و ۴. کروماتوفورهای آبی ـ سبز[7] که حاوی فیکواریترین، فیکوسیانین[8]، کلروفیل a و کاروتن هستند (نظیر جلبک‌های آبی ـ سبز[9]).



شکل ۸-۹. منشأ پلاستیدهای گوناگون.

۶. **کلرو ـ آمیلوپلاست‌ها:** کلروپلاست‌ها ممکن است به‌صورت کلرو ـ امیلوپلاست[10] درآیند که محتوی نشاسته، مواد رنگین و تیلاکوئیدها هستند. این

1. pheoplasts
2. diatoms
3. brown algae
4. dinoflagellate
5. rhodoplasts
6. phycoerythrin
7. blue – green chromatophores
8. phycocyanin
9. blue – green algae
10. choro - amyloplast

پلاست‌ها از نظر نقش همانند آمیلوپلاست‌های بافت‌های ذخیره‌ای بی‌رنگ‌اند.

ساختار کلروپلاست‌ها

کلروپلاست‌ها مهم‌ترین نقش زیستی، یعنی ساختن غذا، را به عهده دارند و اکسیژن و بیش‌ترین انرژی شیمیایی را که به‌وسیله‌ی موجودات زنده‌ی روی زمین مصرف می‌شوند، تولید می‌کنند. این اندامک‌ها بیشتر در برگ‌های گیاهان عالی و جلبک‌ها وجود دارند. کلروپلاست‌ها را می‌توان از برگ‌های اسفناج[1] به روش هوموژنیزه کردن در محلول سوکروز ۰/۴ مولار جدا کرد. محلول هوموژنیزه را از صافی عبور داده و سپس سانتریفوژ می‌کنند تا باقی‌مانده‌های یاخته و هسته جدا شوند، سپس محلول شفاف را در 1000 g سانتریفوژ می‌کنند و بدین‌ترتیب کلروپلاست‌ها در ته لوله جمع می‌شوند.

تعداد، شکل و اندازه‌ی کلروپلاست‌ها در یک یاخته متنوع است. در گیاهان عالی، ممکن است ۴۰ کلروپلاست در هر یاخته وجود داشته باشد. در برگ کرچک[2]، حدود ۴۰۰۰۰۰ کلروپلاست در هر میلی‌متر مربع وجود دارد. جلبک کلامیدوموناس[3] دارای یک کلروپلاست بسیار بزرگ است.

در گیاهان عالی کلروپلاست‌ها در مزوفیل برگ‌ها وجود دارند. ساختار آنها همانند عدسی‌هایی است که از یک طرف مسطح و از طرف دیگر محدب‌اند و قطرشان در حدود ۵ میکرومتر و ضخامت آنها ۲ تا ۳ میکرومتر است. با وجود این در حالات ویژه‌ای، به اشکال تخم‌مرغی، دیسک مانند، دایره‌ای یا حتی گشنیز مانند دیده می‌شوند. آنها عموماً نواحی نزدیک به فضاهای هوایی بین‌یاخته‌ای را جهت آسان کردن تبادلات گازی اشغال می‌کنند. کلروپلاست‌های گیاهان عالی، براساس وزن خشک دارای حدود ۴۰ تا ۵۰٪ پروتئین، ۵ تا ۱۰٪ کلروفیل a و b، و ۱ تا ۲٪ رنگدانه‌های کاروتن هستند.

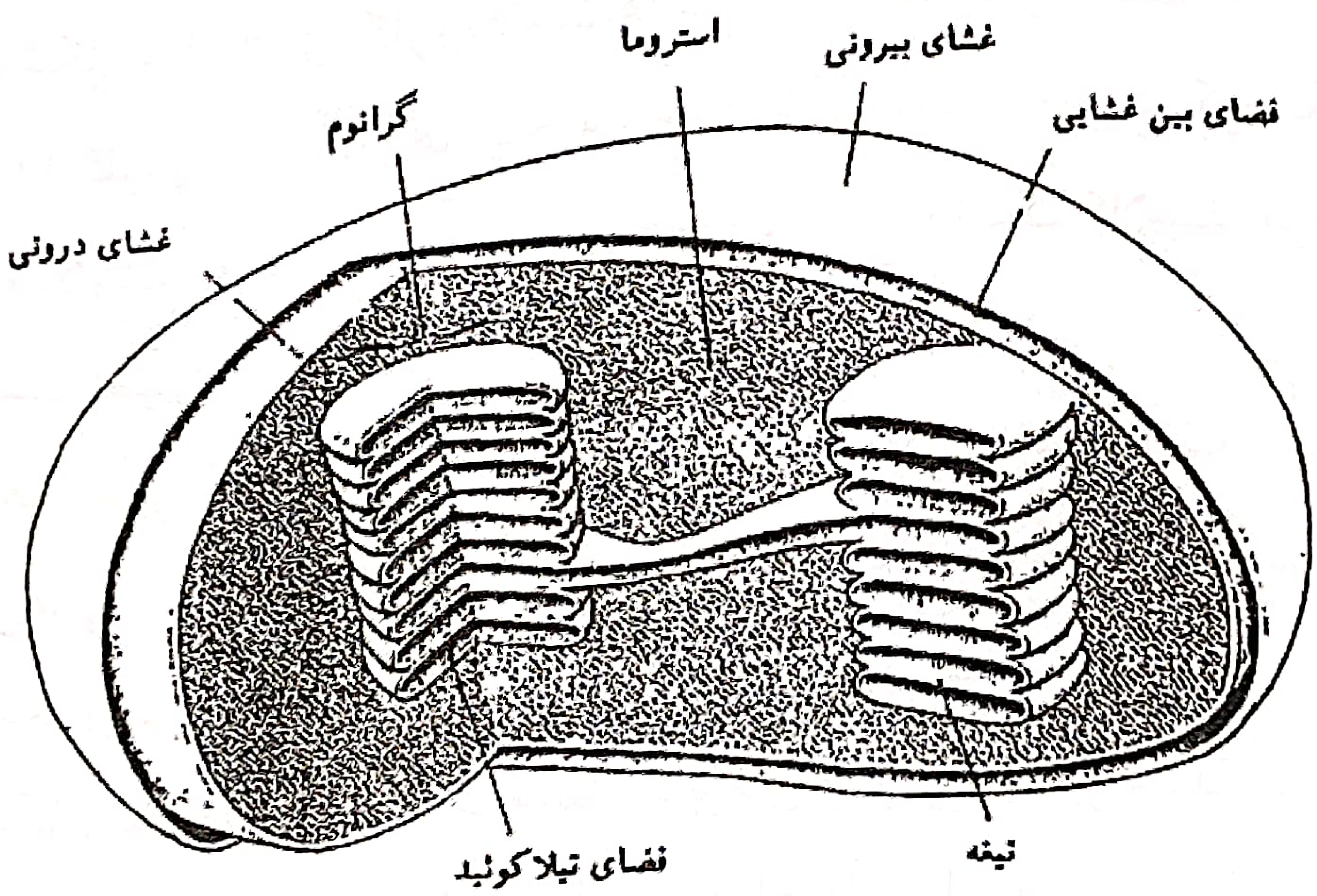
کلروپلاست‌ها حرکات ارادی و غیرارادی دارند. آنها به کمک جریان سیتوپلاسمی جابه‌جا می‌شوند. نور خورشید شکل و اندازه‌ی آنها را تغییر می‌دهد و در نتیجه حجم آنها تغییر می‌کند. کلروپلاست از چهار بخش مجزا تشکیل شده است که

1. spinach
2. Ricinus communis
3. chlamydomonas

عبارت‌اند از: ۱. پوشش دولایه‌ای، ۲. استرومای دانه‌دار (ماتریس)، ۳. سیستم لایه‌ای، ۴. «گویچه‌های اسمیوم دوست»[1] به‌نام پلاستوگلوبول‌ها.

۱. پوشش کلروپلاست‌ها

پوشش کلروپلاست‌ها متشکل از یک سیستم دو غشایی هر یک به ضخامت ۵۰ تا ۸۰ آنگستروم است که دارای تشکیلات غشای واحد (پلاسمایی) هستند. غشای بیرونی و درونی به‌وسیله‌ی فضای بین غشایی از هم جدا شده‌اند (شکل ۸-۱۰). غشای بیرونی نسبت به مواد بی‌شماری با وزن مولکولی کم که از سیتوپلاسم به فضای بین غشایی وارد می‌شوند، تراواست غشای درونی محتوی تعدادی حامل جهت انتقال متابولیت‌هاست و از این رو همانند غشای میتوکندری است.



شکل ۸-۱۰. ساختارهای غشایی و نواحی درونی کلروپلاست. کلروپلاست همانند میتوکندری از غشاهای بیرونی و درونی تشکیل شده است و با این تفاوت که در داخل کلروپلاست غشاهایی به‌نام تیغک‌ها قرار دارند که به یکدیگر، ملحق شده و کیسه‌های بسته‌ای به‌نام تیلاکوئید را تشکیل می‌دهند. فتوسنتز در تیلاکوئیدها صورت می‌گیرد. تیلاکوئیدها مانند سکه‌هایی روی هم قرار می‌گیرند و گرانوم را به‌وجود می‌آورند.

۲. استروما

استروما یا ماده‌ی زمینه، ماده‌ی غیریکنواخت ژله مانندی است که به‌وسیله‌ی غشای

1. Osmiophilic globos

درونی احاطه شده و دارای تعدادی دانه با اندازه‌های گوناگون است. علاوه بر آن، آنزیم‌های متنوع ضروری برای انجام فعالیت‌های متابولیسمی جذب دی‌اکسیدکربن در آن وجود دارند. استروما همچنین محتوی ذرات سرشار از RNA، پروتئین‌ها، چربی‌ها و قندهاست.

۳. سیستم لایه‌ای

یک سری از غشاهای درونی فضای استرومایی را اشغال کرده و به شکل کیسه‌های سکه‌مانندی آرایش یافته‌اند و با استرومای اطراف ارتباط دارند. این صفحات را تیلاکوئید[1] گویند (شکل ۸-۱۰). تیلاکوئیدها (سکه‌ها) ممکن است روی هم قرار گرفته و گرانوم[2] را تشکیل دهند یا به‌صورت «لوله‌ای رابط»[3]، تیلاکوئید یک گرانوم را به تیلاکوئید گرانوم دیگر متصل کنند. تیغه‌های غشایی منفرد در استروما، به تیغه‌های استرومایی موسوم‌اند. تعداد تیلاکوئیدها در هر گرانوم بین ۱۰ تا ۱۰۰ عدد است.

تیلاکوئیدها اعمالی مانند واکنش‌های فتوشیمیایی فتوسنتز، واکنش‌های انتقال الکترون (که به آزاد شدن اکسیژن و تشکیل ATP می‌انجامد) و همچنین احیای NADP را انجام می‌دهند. تیلاکوئیدها محتوی ۵۰٪ چربی و ۵۰٪ پروتئین‌اند. تیلاکوئیدهای فعال محتوی کلروفیل، کاروتن، فسفولیپید و گالاکتولیپید یا سولفولیپید و یک گروه از پلاستیدهای چربی‌دوست به‌نام کوئینون[4] هستند.

پلاستوگلوبول

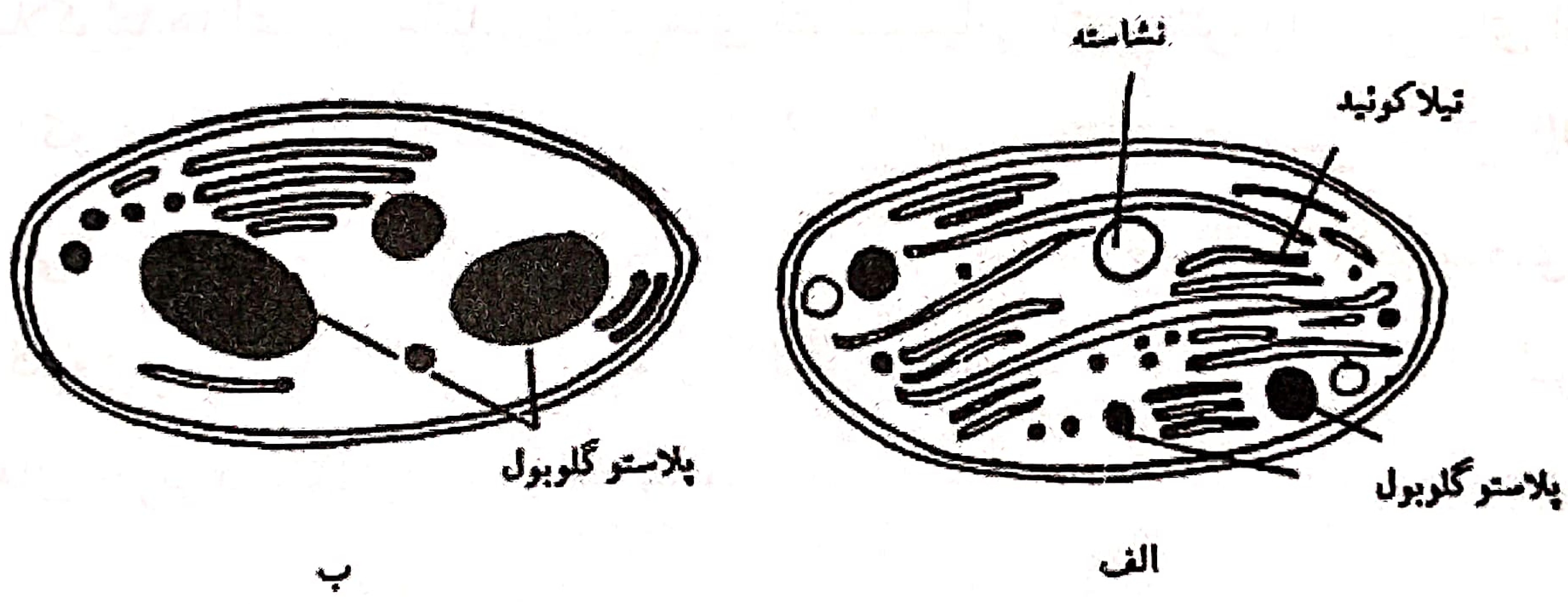
اخیراً، میکروسکوپ الکترونی ساختار دقیق‌تر کلروپلاست‌ها را آشکار کرده است. بدین‌وسیله اجسام اسمیوم دوستی به‌نام پلاستوگلوبول مشاهده شده‌اند و این اجسام دانه‌هایی محتوی لیپید هستند که هیچ ارتباطی با فعالیت فتوشیمیایی تیلاکوئیدها ندارند. پلاستوگلوبول‌ها، پس از تثبیت با تتروکسید اسمیوم، در برش‌های نازک به‌صورت ساختارهای کروی و سیاه رنگ ظاهر می‌شوند و قطرشان از ۳۰ تا ۳۰۰ نانومتر متغیر

---

1. thylakoid
2. granum
3. fret
4. quinone

است (شکل ۸-۱۱). گونه‌های خاص گیاهی اندازه‌های متفاوتی از پلاستوگلوبول‌ها را نشان می‌دهند. گیاهان جوان پلاستوگلوبول کمتری دارند که ممکن است تعدادشان با سن گیاه زیاد شود. در بسیاری از گیاهان، هنگام رشد رویشی، اندازه‌ی پلاستوگلوبول‌ها افزایش می‌یابد. هنگامی که کلروپلاست از بین می‌رود، کلروفیل‌ها و تیلاکوئیدها شکسته می‌شوند، اما حجم پلاستوگلوبول‌ها ممکن است زیاد شود.

پلاستوگلوبول منبع چربی دستگاه فتوسنتزی است و در تمام مراحل تمایز پلاستید وجود دارد. بین پلاستوگلوبول‌ها و بخش لایه‌ای کلروپلاست پیوندهایی وجود دارند، هنگام از بین رفتن یا سنتز تیلاکوئیدها، تعداد و حجم پلاستوگلوبول‌ها افزایش می‌یابد. بنابراین آنها به‌عنوان محل انباشته شدن چربی‌های پلاستید در خارج از تیلاکوئید عمل می‌کنند. پلاستوگلوبول‌ها ممکن است نقش‌های فیزیولوژیکی دیگری نیز داشته باشند. که احتمالاً با تجزیه‌ی ترکیبات چربی آنها در مراحل مختلف تمایز پلاستید آشکار می‌شود.



شکل ۸-۱۱. الف) کلروپلاست حاوی پلاستوگلوبول‌ها، ب) کلروپلاست در حال تخریب است، توجه کنید که تیلاکوئیدها تقریباً از بین رفته‌اند و اندازه‌ی و حجم پلاستوگلوبول‌ها افزایش‌یافته است.

ترکیبات شیمیایی کلروپلاست

کلروپلاست‌ها دارای پروتئین، لیپید، قند، اسیدهای نوکلئیک، رنگدانه و مواد کانی به مقدار فراوان هستند. کلروپلاست‌های بالغ ۳۵٪ از کل پروتئین‌های یاخته‌اند که در میان آنها کوئنیون، فلاوین، لیسپوپروتئین و توکوفرول[1] اکثریت پروتئین‌ها را تشکیل می‌هند.

1. tocopherol

کلروپلاست‌ها محتوی فسفولیپیدهایی مانند فسفاتیدیل گلیسرول[1]، اسیدفسفاتید[2]، اینوزیتول[3]، و اتانول‌امین[4] هستند. از آنجا که کلروپلاست‌ها نشاسته را به‌عنوان فراورده‌ی اصلی می‌سازند، لذا به یک مقدار فراوان قند ذخیره می‌کنند. در کلروپلاست همچنین DNA و RNA وجود دارد. «هِم»[5] انواع کلروفیل اکثریت رنگدانه‌ها را در کروپلاست تشکیل می‌دهند، اما کلروفیل a بیشتر از بقیه است. عناصر بسیاری به‌صورت آزاد یا پیوند شده نیز در این اندامک‌ها دیده می‌شوند که شامل مس، آهن، منیزیم و منگنز است. منیزیم در ساختار کلروفیل شرکت دارد.

DNAی کلروپلاست در استروما وجود دارد و به همراه ریبوزوم‌ها برای سنتز پروتئین‌های خاص آن به‌کار می‌رود. DNAی کلروپلاست حلقوی است و در چند نسخه وجود دارد. DNA توانایی به رمز درآوردن در حدود ۱۵۰ پروتئین لازم برای فتوسنتز و همچنین سنتز قندها و چربی‌ها را داراست. بر اساس جدیدترین گزارش‌ها، DNAی کلروپلاست به‌تنهایی قادر به سنتز همه‌ی پروتئین‌ها نیست، بلکه تا حدی به‌وسیله‌ی DNAی هسته‌ای کنترل می‌شود.

خودآزمایی ۸-۳

۱. چه عاملی سبب تمایز پروپلاستیدها از میتوکندری‌ها می‌شود؟
۲. طرز تشکیل و ساختار اینوپلاست را شرح دهید.
۳. کلرو ـ امیلوپلاست چگونه تشکیل می‌شود؟
۴. کروموپلاست‌های فعال فتوسنتزی را نام ببرید.
۵. نقش و ساختار تیلاکوئید را شرح دهید.
۶. کلروفیل در چه بخشی از کلروپلاست قرار دارد؟
۷. پلاستوگلوبول‌ها چه اجسامی هستند و در کجا دیده می‌شوند؟
۸. استروما حاوی چه ترکیباتی است؟

1. phosphatidyl glycerol
2. phosphatidic acid
3. inositol
4. ethanol amine
5. haeme

نقش کلروپلاست‌ها

نقش اصلی کلروپلاست‌ها فتوسنتز است. فتوسنتز پدیده‌ای است که در آن گیاهان سبز در برابر نور خورشید و با استفاده از دی‌اکسید کربن هوا و آب، گلوکوز می‌سازند و اکسیژن آزاد می‌کنند بخشی از گلوکوز ساخته شده در فتوسنتز، صرف تشکیل مواد آلی گوناگون مانند نشاسته، سلولوز، انواع چربی‌ها، روغن‌ها، پروتئین‌ها، ویتامین‌ها و هورمون‌ها شده و بخشی دیگر برای سوختن مواد در پدیده‌ی تنفس گیاه به مصرف می‌رسد و از این راه انرژی لازم جهت انجام فعالیت‌های زیستی یاخته تأمین می‌گردد. در پدیده‌ی فتوسنتز،مقدار آب نیز دوباره تشکیل می‌شود. واکنش عمومی فتوسنتز را می‌توان به‌صورت زیر نوشت:

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow[\text{گیاهان سبز}]{\text{انرژی نورانی}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2$$

باید دانست که اکسیژن آزاد شده در فتوسنتز، از آب مشتق می‌شود و نه از دی‌اکسیدکربن.

باکتری‌های فتوسنتزکننده‌ی کنونی در باتلاق‌ها، دریاها و دریاچه‌های آب شیرین یا در جاهای کم اکسیژن به سر می‌برند. این باکتری‌ها انرژی مورد نیاز خود را مستقیماً از نور خورشید می‌گیرند و برای به‌دست آوردن مولکول‌های آلی بسیار کم موجود در آب، نیازی به رقابت با دیگر جانداران ندارند.

مکانیسم فتوسنتز

از آنجا که در درس‌های پیشین، از جمله زیست شیمی، پدیده‌ی فتوسنتز به‌تفصیل مورد بحث قرار گفته است، لذا در اینجا به یادآوری آن اکتفا می‌کنیم. در فتوسنتز دو سری واکنش‌های اساسی و مهم وجود دارند که در دو مرحله انجام می‌گیرند. مرحله‌ی اول فتوسنتز را فتولیز[1] گویند که عبارت است از شکسته شدن یا تجزیه‌ی آب به دو جزء سازنده‌ی آن، یعنی هیدروژن و اکسیژن به کمک نور. در مرحله‌ی دوم، هیدروژن حاصل از فتولیز با CO_2 واکنش می‌کند و نوعی هیدرات کربن به‌وجود می‌آورد. این مرحله را

1. phoolysis

به‌نام تثبیت CO_2 می‌نامند. تثبیت CO_2، برخلاف فتولیز، نیازی به نور ندارد و در تاریکی هم می‌تواند انجام گیرد. به علت وابسته بودن فتولیز به نور، فرایندهای شیمیایی که مرحله‌ی اول فتوسنتز را تشکیل می‌دهند در مجموع واکنش‌های نوری نام دارند که در سطح گرانوم‌ها صورت می‌گیرند. در این واکنش‌ها، انرژی نوری که جذب کلروفیل می‌شود، به الکترون‌های آن منتقل می‌گردد، و آنها را تحریک می‌کند. تحریک الکترون‌ها به حدی است که از مولکول‌های کلروفیل جدا می‌شوند و جذب مواد دیگر می‌گردند و انرژی خود را به آنها می‌دهند. عده‌ای از این الکترون‌ها سرانجام به مولکول‌های کلروفیل باز می‌گردند و انرژی اضافی آنها به‌صورت گرما یا نور پدیدار می‌شود، تعدادی نیز برای احیای NADP (نیکوتینامید ادنین دی‌نوکلئوتید فسفات[1]) و تبدیل آن به $NADPH_2$ مصرف می‌شوند. واکنش‌های انتقال الکترون، اکسیژن آب را آزاد می‌سازند و باعث ایجاد ATP و $NADPH_2$ می‌گردند. انرژی موجود در این ترکیب‌های پرانرژی است که باعث وقوع واکنش‌های بی‌نیاز از نور فتوسنتز و تبدیل دی‌اکسید کربن به قند می‌شود. بدین‌سان، واکنش‌های مرحله‌ی تثبیت CO_2 که در استروما صورت می‌گیرند به واکنش‌های تاریکی موسوم‌اند.

جهت جذب هر مولکول دی‌اکسیدکربن و تبدیل آن به گلوکوز، سه مولکول ATP و در مولکول $NADPH_2$ لازم است. بنابراین برای ساخته شدن یک مولکول گلوکوز، به ۶ مولکول دی‌اکسیدکربن و ۱۸ مولکول ATP و ۱۲ مولکول $NADPH_2$ نیاز است.

منشأ کلروپلاست‌ها

خاستگاه همه‌ی انواع پلاستیدها از پروپلاستیدهاست که خود اجسامی کوچک، غشایی، با منشأ نامشخص هستند. این اجسام مراحل رشد را طی می‌کنند. هنگامی که اندازه‌ی پروپلاستیدها به یک میکرون می‌رسد، غشای درونی آن گسترش می‌یابد و به‌صورت لوله‌هایی تیغه‌ای جوانه می‌زند که از لحاظ تعداد و اندازه افزایش می‌یابد تا یک پلاستید بالغ تشکیل می‌شود. هنگام رشد، لوله‌های تیغه‌ای آرایش مجدد حاصل می‌کنند و استروما و گرانوم‌ها تمایز می‌یابند.

---

1. Nicotineamide adenine dinucleotide hosphate

پروپلاستیدها اجسامی بی‌رنگ و تمایز نیافته در یاخته‌های مریستمی ساقه یا ریشه هستند. اگرچه منشأ پلاستیدها از پروپلاستیدها کاملاً پذیرفته شده است ولی هنوز تشکیل آنها به روش همانندسازی تأیید نگردیده است. وجود DNA و RNA در استروما نظریه‌ی همانندسازی کلروپلاست‌ها را کاملاً تقویت می‌کند. با این حال، تکثیر و تمایز کلروپلاست‌ها به بسیاری از عوامل محیطی مانند نور، دما و مواد کانی بستگی دارد. تقسیم در کلروپلاست‌ها کاملاً عمومی است و همانند باکتری‌ها و میتوکندری‌هاست.

خودآزمایی ۸-۴

۱. گلوکوزی که در اثر روند فتوسنتز ساخته می‌شود برای چه نوع کارهایی به مصرف می‌رسد؟

۲. خاستگاه اکسیژن تولید شده در روند فتوسنتز چیست؟

۳. فتولیز را تعریف کنید.

۴. منظور از تثبیت CO_2 در فتوسنتز چیست؟

۵. آیا تثبیت CO_2 فقط در تاریکی صورت می‌گیرد؟

۶. انرژی لازم برای تثبیت CO_2 از کجا و به چه صورت تأمین می‌شود؟

۷. چگونه از انرژی نور خورشید برای ساخته شدن ATP و $NADPH_2$ استفاده می‌شود؟

۸. طرز تشکیل پلاستیدها را شرح دهید.

خلاصه‌ی مطالب گفتار هشتم

میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها از همزیست‌های باقی‌مانده و همچنین اندامک‌های تبدیل و انتقال انرژی هستند. میتوکندری‌ها اندامک‌های سیتوپلاسمی کاملاً مشخصی هستند که تخصص آنها در تولید نوعی ترکیب شیمیایی واجد انرژی بسیار به‌نام ATP است. این اندامک‌ها به روش رنگ‌آمیزی با سبز ژانوس B قابل مشاهده‌اند و بیشتر در جاهای نیازمند به انرژی فراوان استقرار دارند. تعداد میتوکندری‌های براساس فعالیت یاخته متغیر است.

میتوکندری‌ها دارای دو غشای بیرونی و درونی هستند. غشای درونی چین‌خورده

است و به اشکال گوناگون مشاهده می‌شود. در حجره‌های درونی میتوکندری، ماده‌ی زمینه قرار دارد. مواد پروتئینی مانند، گرانوم‌ها، DNA، RNA، ریبوزوم و انواع کوآنزیم‌ها و نوکلئوتیدها از دیگر ترکیبات میتوکندری‌ها به‌شمار می‌آیند. گرانوم‌ها محل اتصال کاتیون‌های دو ظرفیتی هستند.

در سطح درونی کریستا، ذرات بنیادی قرار دارند که از یک صفحه‌ی پایه‌ای شش‌گوش، یک پایه و یک برجستگی به‌نام جسمک تشکیل شده‌اند. در هر یک از این ذرات، چهار مجموعه‌ی انتقال الکترون وجود دارند. تفاوت غشای بیرونی و درونی از نظر ذرات بنیادی، عدم وجود پایه و صفحه‌ی پایه‌ای در غشای بیرونی است. ضمناً جسمک در غشای بیرونی حاوی +NAD متصل به دهیدروژناز است درحالی‌که ذرات بنیادی در غشای درونی حاوی زنجیره‌ی تنفسی و سیستم انتقال الکترون هستند.

اساسی‌ترین نقش‌های میتوکندری عبارت‌اند از: ۱. فسفریلاسیون اکسایشی، ۲. چرخه‌ی تری‌کوبرکسیلیک، ۳. اکسایش اسیدهای چرب، ۴. انتقال الکترون، و ۵. انتقال یون.

در روند فسفریلاسیون، انرژی اکسایشی تغییر شکل‌یافته و به‌صورت واسطه‌ی فعال درمی‌آید. سپس این واسطه انرژی را به مولکول دیگری منتقل می‌کند و نهایتاً انرژی در پیوندهای فسفات درگیر شده و به‌صورت ATP درمی‌آید. برای تبدیل انرژی اکسایشی به‌صورت ATP، سه مکانیسم پیشنهاد شده است که عبارت‌اند از: فرضیه‌ی شیمیایی، فرضیه‌ی ساختاری و فرضیه‌ی شیمی اسمزی. فرضیه‌ی شیمیایی براساس فسفریلاسیون سطح ماده (سوبسترا) به هنگام گلیکولیز پیشنهاد شده است. براساس فرضیه‌ی ساختاری، تغییر ساختاری در مواد تنفسی رخ می‌دهد که بعداً به ماده‌ی دیگر منتقل شده و در نهایت سبب تبدیل ADP به ATP می‌گردد. در فرضیه‌ی شیمی اسمزی، واسطه‌های سرشار از انرژی تشکیل می‌شوند که انرژی را به ADP منتقل می‌کنند.

درباره‌ی منشأ میتوکندری‌ها، سه حالت درنظر گرفته شده است که عبارت‌اند از: الف) ساخت میتوکندری جدید، ب) تغییر سیستم غیرمیتوکندریایی به میتوکندری، ۳. به‌وجود آمدن میتوکندری از میتوکندری قبلی وجود DNA، RNA، پروتئین و

همچنین سیستم سنتز فسفولیپید و مسیرهای پیچیده‌ی متابولیسمی، همه دلیل بر منشأ میتوکندری از میتوکندری قبلی است.

DNAی میتوکندری‌ها از نظر ساختار همانند پروکاریوت‌ها و از نظر نقش همانند DNAی هسته‌ای است. با این تفاوت که DNAی میتوکندری نمی‌تواند بدون DNAی هسته‌ای فعال باشد.

پروپلاستیدها منشأ تمام پلاست‌ها هستند و در بافت مریستمی یافت می‌شوند. انواع پلاست‌ها عبارت‌اند از: امیلوپلاست، لوکوپلاست، اتیوپلاست، کلرو ـ امیلوپلاست و کروموپلاست. کروموپلاست‌ها را به دو گروه فعال فتوسنتزی و غیرفعال فتوسنتزی تقسیم می‌کنند. کروموپلاست‌های فعال فتوسنتزی عبارت‌اند از: کلروپلاست‌ها، فئوپلاست‌ها، ردوپلاست‌ها و کروماتوفورهای آبی ـ سبز.

کلروپلاست متشکل از چند جزء است: الف) یک پوشش دو لایه‌ای، ب) استرومای دانه‌دار یا ماتریس، ۳. سیستم لایه‌ای، ۴. گویچه‌های اسمیوم دوست به‌نام پلاستوگلوبول‌ها. در سیستم لایه‌ای، تیلاکوئیدها به دو صورت قرار گرفته‌اند: الف) به‌صورت کیسه‌های پروتئینی سکه مانند که مجموعاً گرانوم‌ها را می‌سازند و رابط لوله‌ای که تیلاکوئیدهای سکه مانند را به هم مربوط می‌کند. نقش تیلاکوئیدها انجام واکنش‌های فتوشیمیایی فتوسنتز، واکنش‌های انتقال الکترون (که به آزاد شدن اکسیژن و تشکیل ATP می‌انجامد) و همچنین احیای NADP است.

پلاستوگلوبول‌ها دانه‌های محتوی لیپید هستند که در تمام مراحل رشد و تمایز پلاستیدها دیده می‌شوند. این اجسام دراسترومای کلروپلاست‌ها جای دارند و به‌عنوان محل انباشته شدن چربی‌های پلاستید در خارج از تیلاکوئید عمل می‌کنند.

کلروپلاست‌های بالغ محتوی ۳۵٪ از کل پروتئین‌های یاخته‌اند. علاوه بر پروتئین‌ها، موادی مانند، فسفولیپیدها، DNA، RNA و ریبوزوم در این اندامک‌ها وجود دارند. «هم» و انواع کلروفیل اکثریت رنگدانه‌ی کلروپلاست را تشکیل می‌دهند. وجود DNA و RNA در استروما نظریه‌ی همانندسازی کلروپلاست‌ها را تقویت می‌کند با این حال، تکثیر و تمایز کلروپلاست‌ها به بسیاری از عوامل محیطی مانند نور، دما و مواد کانی بستگی دارد.

نقش کلروپلاست فتوسنتز است که در دو مرحله انجام می‌گیرد. مرحله اول را فتولیز می‌نامند که عبارت است از تجزیه‌ی آب به هیدروژن و اکسیژن به کمک نور. مرحله‌ی دوم تثبیت دی‌اکسیدکربن است که در این مرحله هیدروژن حاصل از فتولیز با دی‌اکسیدکربن واکنش می‌کند. و نوعی هیدرات کربن به‌وجود می‌آورد. مرحله‌ی اول به علت نیاز به نور به واکنش‌های نوری و مرحله‌ی دوم به علت بی‌نیاز بودن از نور به واکنش‌های تاریکی معروف‌اند.

به نظر می‌رسد که بسیاری از ژن‌هایی که در ابتدا در DNAهای میتوکندری و کلروپلاست وجود داشتند به DNAهای کروموزوم‌های یاخته‌ی میزبان منتقل می‌شوند، یا نقش‌های آنها به DNAهای کروموزوم‌های یاخته‌ی میزبان واگذار می‌گردد. با این حال، هر دو اندامک ژن‌های لازم جهت تشکیل ساختارهای اختصاصی خود را نگاه داشته‌اند. بدون این ساختارها، میتوکندری قادر به انجام تنفس هوازی، و کلروپلاست‌ها قادر به انجام فتوسنتز نخواهند بود.

خودآزمایی کلی گفتار هشتم

۱. غشای بیرونی و درونی میتوکندری را از نظر ساختار و نقش ذرات بنیادی با هم مقایسه کنید.

۲. روند فسفریلاسیون را به اختصار شرح دهید.

۳. انرژی اکسایشی چگونه به‌صورت ATP در می‌آید؟

۴. طرز تشکیل میتوکندری از میتوکندری قبلی را توضیح دهید.

۵. تفاوت و شباهت‌های DNAی میتوکندریایی و هسته‌ای را شرح دهید.

۶. ساختار سیستم لایه‌ای درونی کلروپلاست را شرح دهید.

۷. نقش کلروپلاست چیست؟ مکانیسم آن را به اختصار شرح دهید.

۸. نقش و فعالیت‌های اساسی میتوکندری و کلروپلاست را با یکدیگر مقایسه کنید.

گفتار نهم

هسته

پیشگفتار

چون تمام رویدادهای سوخت و سازی یاخته توسط هسته رهبری می‌شود، لذا این اندامک را مغز یاخته می‌نامند. هسته‌ی یاخته‌های یوکاریوت، حفره‌ای نیمه‌پایدار است که از شبکه‌ی آندوپلاسمی مشتق می‌شود. این اندامک حاوی دستگاه وراثتی است که آن را از بقیه‌ی یاخته متمایز می‌سازد. غشای هسته هنگام تقسیم یاخته از بین می‌رود و سپس مجدداً در اطراف دو یاخته‌ی دختر تشکیل می‌شود. هسته منبع اطلاعات ژنتیکی است و تمام فعالیت‌های بیوسنتزی یاخته را هدایت می‌کند. در پروکاریوت‌ها، اندامکی به‌نام هسته وجود ندارد، بلکه ماده‌ی ژنتیکی در سیتوپلاسم قرار گرفته است. در این گفتار، ساختار هسته و اجزاء آن را مورد بررسی قرار می‌دهیم و در گفتارهای بعدی، برخی از نقش‌های اساسی آن را در شکل‌دهی و انتقال صفات ارثی توضیح خواهیم داد.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از: آشنایی با ساختار و نقش هسته و اجزاء آن. برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید یعنی بتوانید:

۱. شکل و ساختار ظاهری هسته و اهمیت آن در زندگی یاخته را بیان کنید.

۲. منشأ ساختار فیزیکی و ترکیب شیمیایی غشای هسته را توضیح دهید و مکانیسم عملکرد آن را در تبادل مواد بین هسته و سیتوپلاسم بیان کنید.

۳. ترکیب و نقش شیره‌ی هسته را توضیح دهید.

۴. ساختار هستک را در مراحل مختلف زندگی یاخته، ترکیب و نقش آن را در شکل‌دهی ریبوزوم‌ها بیان کنید.

۵. ترکیب شیمیایی ماده‌ی کروماتین و سطوح تشکیلاتی با ساختاری آن را توضیح دهید.

۶. مشخصات کروماتین هسته‌ی انترفازی و هسته‌ی در حال تقسیم را با یکدیگر مقایسه کنید.

۷. ترکیب و ساختار مولکولی ژنوم ویروسی، پروکاریوتی و یوکاریوتی رابا یکدیگر مقایسه کنید.

۸. ترکیب و نقش کروموزوم، پلاسمید، و اپی‌زوم را با یکدیگر مقایسه کنید.

۹. اشکال مختلف کروموزوم یوکاریوتی را از نظر محل سانترومر با یکدیگر مقایسه کنید.

۱۰. ساختار ریختی اتوزوم‌ها را شرح دهید.

۱۱. مشخصات کروموزوم‌های جنسی و مکانیسم‌های تعیین جنسیت از طریق کروموزوم‌ها را بیان کنید.

۱۲. مشخصات کروموزوم‌های استثنایی نظیر کروموزوم اضافی، کروموزوم لامپ براش، و کروموزوم پلی‌تن را شرح دهید.

۱۳. واژه‌ها و اصطلاحات زیر را تعریف کنید و آنها را در توضیح ساختار و نقش هسته به‌درستی به‌کار برید:

نوکلئوتید (گونوفور)، انولی، هتروکروماتین، یوکروماتین، کرومومر، کروماتید، کرومونما، سانترمو، کینتوکور، فرورفتگی ثانویه، تلومر، سازمان‌دهنده‌ی هستکی، ماهواره، ژنوم، پلاسمید، اپی‌زوم، پاف، حلقه‌ی بالبیانی.

واژه‌ی هسته[1] از کلمه‌ای لاتینی به معنی فندق آمده است. در حقیقت هسته شکل کم و بیش کروی دارد و همانند فندق است. هسته بزرگ‌ترین و آشکارترین اندامک یاخته‌ی یوکاریوت است. چون این اندامک تمام رویدادهای سوخت و سازی یاخته را رهبری می‌کند، لذا آن را مغز یاخته می‌نامند، هسته، در سال ۱۸۳۱، توسط رابرت براون[2]

1. nucleus
2. Robert Brown

توصیف شد و میشر[1]، به سال ۱۸۶۹، DNA را به‌عنوان یکی از مهم‌ترین مواد آن پیشنهاد کرد. والدییر[2]، در سال ۱۸۸۸، ساختارهای میله‌ای شکلی را در هسته مشاهده کرد و آنها را کروموزوم نامید.

هسته در همه‌ی یاخته‌های یوکاریوت، به‌جز گویچه‌های سرخ بالغ خون پستانداران، وجود دارد. این یاخته‌ها هسته‌ی خود را در هنگام رشد از دست می‌دهند این یاخته‌ها، با از دست دادن هسته دیگر رشد نمی‌کنند و همه‌ی توانایی خود را در جهت رشد، تغییر و تقسیم از دست می‌دهند، و به‌صورت مجاری غیرفعال درمی‌آیند. در پروکاریوت‌ها، به جای هسته، شکل ابتدایی آن به‌نام نوکلئوتید[3] یا گونوفور[4] دیده می‌شود. نوکلئوتید فاقد غشای هسته بوده و دارای یک کروموزوم حلقوی است که فقط از DNA تشکیل‌یافته است.

زیست‌شناسان یاخته‌ای دو نقش را مهم برای هسته درنظر گرفته‌اند: ۱. هسته منبع اطلاعات ژنتیکی است، ۲. همه‌ی فعالیت‌های بیوسنتزی یاخته را رهبری می‌کند. نقش هسته در کنترل همه‌ی فعالیت‌های سوخت و سازی به‌وسیله‌ی آزمایش‌های پیوند هسته‌ای در آمیب پروتئوس[5] نشان داده شده است. یاخته‌های بدون هسته اگرچه برای چند روزی زنده می‌مانند ولی هرگز توانایی تکثیر را ندارند و سرانجام می‌میرند. اگر هسته‌ی خارج شده از یک آمیب را در آمیب دیگری که هسته‌ی آن هم خارج شده است وارد کنیم، یاخته بهبودیافته و فعالیت‌های طبیعی خود را ادامه خواهیم داد. لذا چنین نتیجه گرفته می‌شود که زنده ماندن یک یاخته و بقای آن به هسته‌ی آن بستگی دارد.

اگرچه شکل هسته در انواع یاخته‌ها در زمان‌های متفاوت متغیر است، با این حال ماده‌ی ژنتیکی آن بدون تغییر باقی می‌ماند. هسته اغلب گرد، تخم‌مرغی، صفحه‌ای، چندبخشی و بیضوی است و ممکن است به اشکال دیگری هم دیده شود. محل استقرار آن هم متغیر است، اما معمولاً در مرکز یاخته قرار دارد و به‌وسیله‌ی غشای هسته از بقیه‌ی سیتوپلاسم جدا می‌شود. در بعضی یاخته‌ها، هسته مانند گهواره به‌وسیله‌ی

---

1. Miescher
2. Waldeyer
3. nucleoid
4. gonophore
5. Amoeba proteus

شبکه‌ای از ریزرشته‌ها در محل خود حرکت می‌کند.

ساختار هسته

هسته از بخش‌های زیر تشکیل شده است (شکل ۹-۱).

۱. سیستمی از غشاهای محصورکننده، به‌نام غشای هسته[۱].

۲. ماده‌ی زمینه، به‌نام شیره‌ی هسته[۲].

۳. DNAی همراه با پروتئین به‌نام کروماتین یا کروموزوم.

۴. یک یا چند جسم که رنگ تیره به خود می‌گیرند به‌نام هستک[۳].

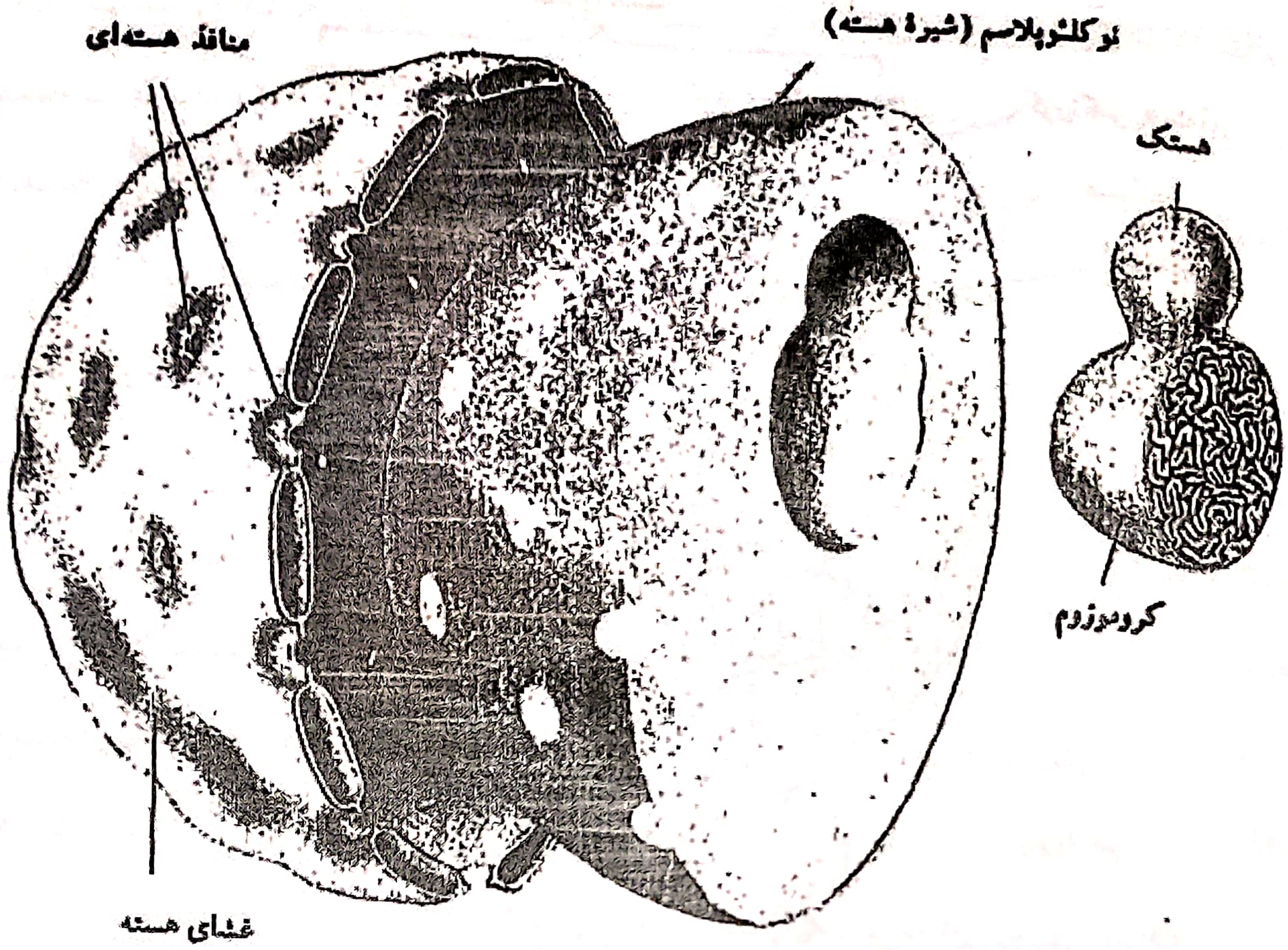
۱. ساختار غشای هسته

هسته به‌وسیله‌ی غشایی احاطه شده است که به نظر می‌رسد از سیستم غشایی یاخته منشأ گرفته باشد. غشای هسته ساختار دو لایه دارد. ضخامت هر لایه در حدود ۱۰۰ تا ۳۰۰ آنگستروم است. فضای بین دو لایه را «فضای پیش‌هسته»[۴] گویند. غشای هسته از نظر ساختاری همانند غشای سیتوپلاسمی است.

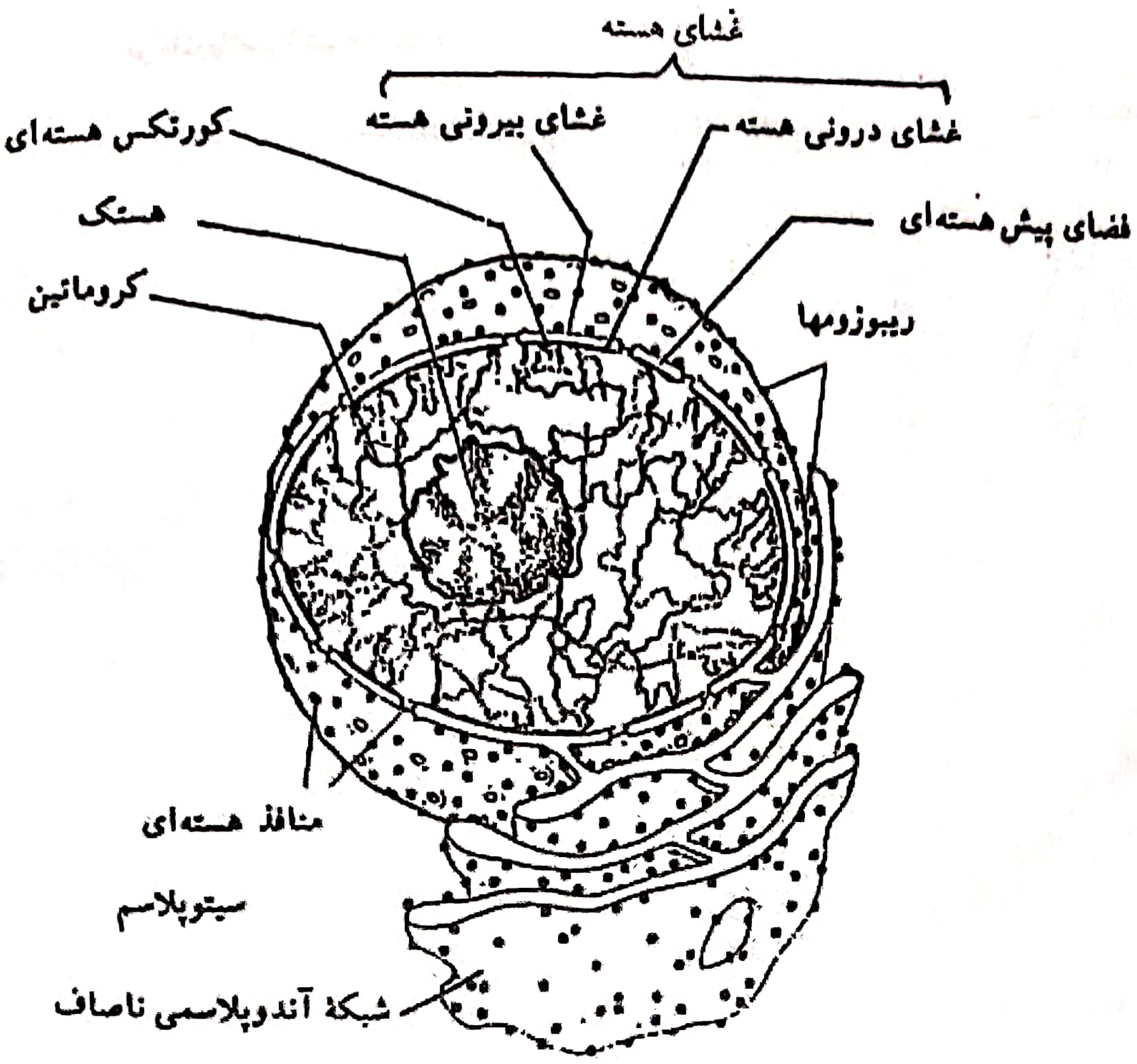
غشای هسته از کیسه‌های (سیسترناهای) مسطح منشعب شده از شبکه‌ی آندوپلاسمی با ریبوزوم‌های متصل به سطح بیرونی آن تشکیل شده است (شکل ۹ـ۲). در روی غشای هسته فرورفتگی‌های کم‌عمقی همانند دهانه‌ی کوه‌های ماه وجود دارد که منافذ هسته‌ای نامیده می‌شوند. این منافذ به قطر ۵۰ تا ۱۰۰ نانومتر در نقاطی وجود دارند که دو لایه‌ی غشای هسته به یکدیگر فشرده می‌شوند. طبیعت سیال لیپیدی دو لایه‌ی غشا باعث می‌شود که دو غشا در این نقاط به هم ملحق شده و منافذ را به‌وجود آورند.

---

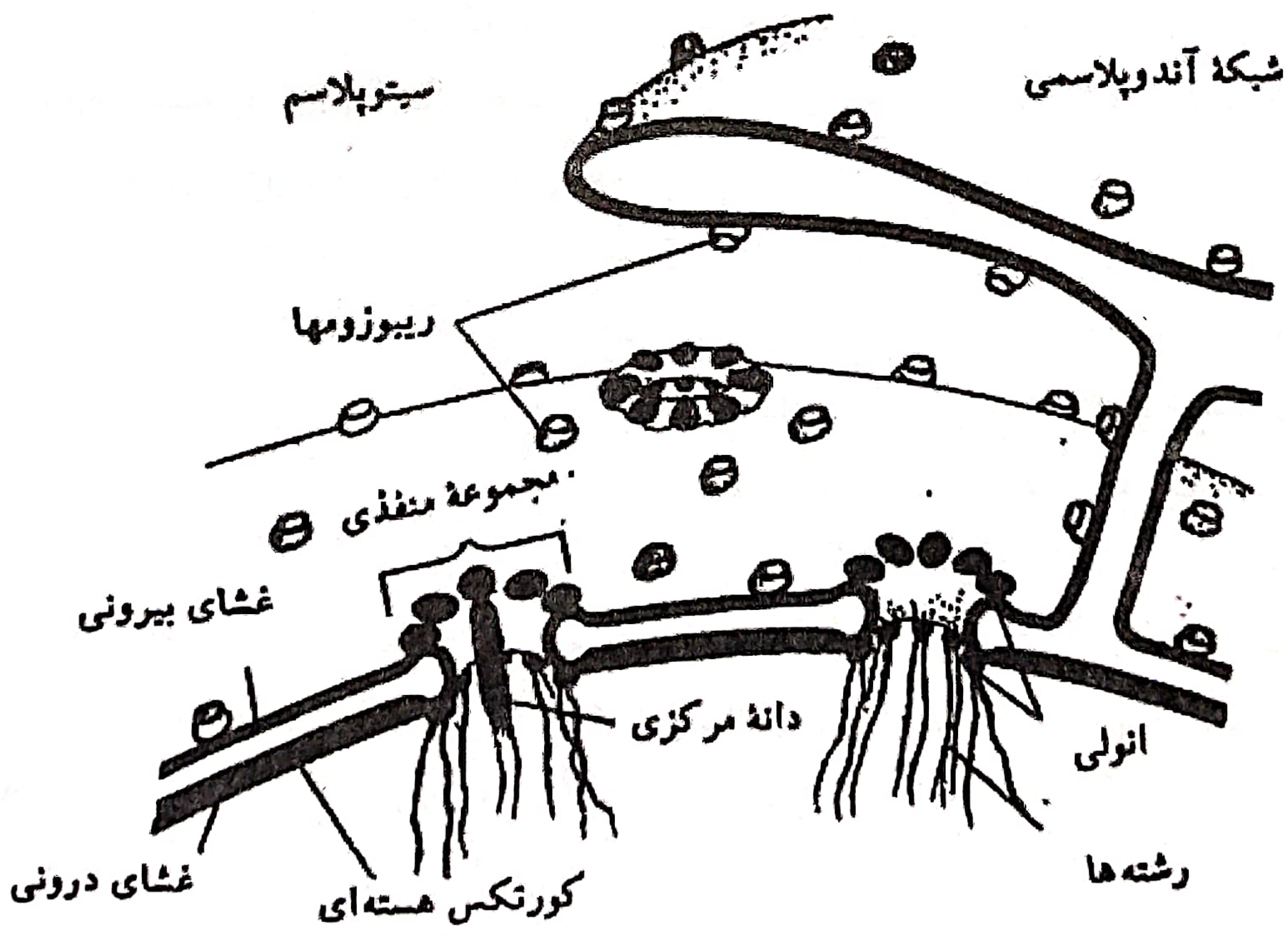
1. nuclear envelope
2. nuclei
3. nucleolus
4. prenuclear space



شکل ۹-۱. در شکل بالا که از هسته‌ی منجمد شده نسخه‌برداری شده است، هسته از دو غشا تشکیل می‌یابد که مایع درونی را دربرمی‌گیرد. در این مایع، که شیره‌ی هسته نام دارد، کروموزوم‌ها قرار گرفته‌اند. هنگامی که یاخته تقسیم نمی‌شود، کروموزوم‌های منفرد به آسانی در زیر صفحه‌ی میکروسکوپ مشاهده نمی‌شوند؛ در اینجا کروموزوم‌ها شبیه به ته لوله‌های هستند که در برش عرضی به شکل دایره دیده می‌شوند، و خیلی بزرگ‌تر از هسته‌ی حقیقی باد کرده‌اند. این‌ها رشته‌های DNA هستند که محکم بسته‌بندی شده‌اند. در یک یا چند نقطه‌ی یکی از کروموزوم‌ها (یکی از آنهایی که در شکل الف نشان داده شده است)، تورم به‌صورت هستک پدیدار می‌شود. در این محل ژن‌های خاص به مقدار زیاد به‌صورت RNA نسخه‌برداری می‌شوند، غشای هسته‌ای به منفذهایی آرایش‌یافته است. منافذ جهت آشکار بودن در تصویر بزرگ نشان داده شده‌اند. این منافذ به‌صورت گودال‌هایی در غشای هسته دیده می‌شوند. در برش عرضی غشای هسته‌ای، یک منفذ (P) به‌طور آشکار در میان دو لایه‌ی غشا در حد فاصل سیتوپلاسم (C) و هسته (n) قرار دارد، مواد تیره رنگ موجود در منافذ، پروتئین است که عبور مواد از منفذ را کنترل می‌کند.



شکل ۹-۲. طرح نمونه‌ی واقعی هسته. در این طرح ریبوزوم‌ها را در غشای بیرونی هسته و پیوستگی این غشا را با شبکه‌ی آندوپلاسمی ملاحظه می‌کنید.



شکل ۹-۳. ساختار مجموعه‌ی منفذی هسته. منفذ از الحاق لایه‌های بیرونی و درونی غشا به‌وجود می‌آید و به‌وسیله‌ی انولی بدون غشا مفروش شده است. در بعضی حالات، یک دانه‌ی مرکزی در منفذ وجود دارد.

منافذ هسته‌ای مدخل‌های توخالی شبیه به‌نام شیرینی‌های حلقه‌ای نیستند که منافذ آنها با چیزی پر نشده است، بلکه از پروتئین‌های فراوانی پوشیده شده‌اند که به‌صورت مجراهای حقیقی عمل می‌کنند و امکان ورود به خروج مواد را به هسته می‌دهند. این کانال‌های پروتئینی همانند دروازه، اختیاری هستند یعنی فقط به بعضی مولکول‌ها امکان عبور می‌دهند. بسیاری از پروتئین‌ها و مولکول‌های کوچک‌تر که از طریق کانال‌های انتقالی غشای پلاسمایی وارد سیتوپلاسم می‌شوند به علت وجود کانال‌های پروتئینی در منافذ غشای هسته‌ای نمی‌توانند وارد هسته شوند. عبور از منافذ و بنابراین ورود به درون هسته و خروج از آن اساساً به دو نوع مولکول محدود شده است: ۱. پروتئین‌ها به درون هسته حرکت می‌کنند، جایی که در ساختار هسته‌ای وارد می‌شوند یا فعالیت‌های هسته‌ای را تسریع می‌کنند؛ ۲. RNA و ترکیب RNA با پروتئین در هسته صورت می‌گیرد و سپس وارد سیتوپلاسم می‌شوند.

همانند همه‌ی مشتقات شبکه‌ی آندوپلاسمی، غشای هسته ساختاری متحرک است. تعداد منافذ با نوع و حالت فیزیولوژیکی یاخته تغییر می‌کند. منافذ هسته هنگام فعالیت شدید سوخت و سازی یاخته، مثلاً قبل از تقسیم یاخته، افزایش می‌یابند و هنگام غیرفعال بودن یا بی‌حرکت بودن یاخته کاهش می‌یابند. قطر آنها در یاخته‌های مختلف تغییر می‌کند.

منافذ همچنین به‌صورت خوشه‌های شش‌گوش یا در یک صف آرایش یافته‌اند. مطالعه با میکروسکوپ الکترونی آشکار کرده است که منافذ حاوی مقداری مواد غیرقابل نفوذ به الکترون هستند و به‌وسیله‌ی ماده‌ی حلقوی دانه‌دار پوشیده شده‌اند. این ساختارهای حلقوی، که، انولی[1] نامیده می‌شوند، همراه با منافذ، مجموعه‌ی منفذی را تشکیل می‌دهند. این ساختارهای حلقوی همانند حلقه‌ای هستند که هر یک از ۸ دانه تشکیل شده‌اند و قطر هر دانه ۱۵ تا ۱۷ نانومتر است (شکل ۹ـ۳). ماده‌ی زمینه انولی ممکن است بی‌شکل یا رشته‌ای باشد که به‌وسیله‌ی تریپسین گوارده می‌شود، و بنابراین طبیعت پروتئینی دارد ولی به‌وسیله‌ی آنزیم نوکلئاز تجزیه نمی‌گردد. این مجموعه‌ی منفذی، ساختاری سخت دارد.

1. annuli

در زیر غشای درونی هسته، لایه‌ی متراکمی متشکل از ماده‌ی متجانس وجود دارد. این لایه را شانه‌ی عسل گویند که با حلقه‌های کروماتین روی سطح درونی به‌طور هم‌مرز قرار گرفته است. ضخامت این لایه از ۲۰۰ تا ۸۰۰ آگستروم متغیر است. غشای هسته همچنان‌که با ترکیبات سیتوپلاسمی ارتباط دارد با ترکیبات هسته هم در ارتباط است. لایه‌ی کروماتین متراکم در زیر سوراخ‌های قطع می‌شود و مجراهای بین هسته‌ای را تشکیل می‌دهد که از طریق منافذ به سطح باز می‌شوند. غشای بیرونی هسته با شبکه‌ی آندوپلاسمی در ارتباط است.

نقش غشای هسته

غشای هسته، غشایی دارای تراوایی انتخابی است. شواهد نشان می‌دهند که این غشا ممکن است به‌عنوان یک سد انتشاری به همان نسبت که در مورد آنیون‌ها عمل می‌کند، درباره‌ی کاتیون‌ها نیز واکنش داشته باشد. این توانایی بر اساس خاصیت الکتروشیمیایی غشا حاصل می‌شود. برعکس انتقال ساختارهای خیلی بزرگ مانند ریبونوکلئوپروتئین‌ها، مولکول‌های درشت و مواد دیگر به درون سیتوپلاسم از طریق غشای هسته و منافذ آن صورت می‌گیرد. با وجود این، همه‌ی انواع RNAها نمی‌توانند آزادانه از هسته عبور کنند.

با افزایش حجم هسته در بین مراحل G1 و اواخر انترفاز، سطح آن نیز افزایش می‌یابد. در این فاصله‌ی زمانی، غشاهای سطح هسته برای سازش با افزایش محتویات هسته‌ای ساخته می‌شوند. مطالعات با میکروسکوپ الکترونی نشان داده‌اند که در این زمان (انترفاز) ماده‌ی کروماتین با غشای درونی هسته همراه بوده و این ارتباط کاملاً پایدار است.

ترکیب غشای هسته

هسته محتوی پروتئین‌های بی‌شماری مانند RNA پلی‌مراز، DNA پلی‌مراز، چندین نوع سیتوکروم و هیستون است. همه‌ی این پروتئین‌ها در سیتوپلاسم ساخته می‌شوند و از آنجا به هسته انتقال می‌یابند. به همین جهت هنگام انتقال، این پروتئین‌ها نیز احتمالاً با

غشای هسته همراه می‌شوند. با کمک الکتروفوز مشخص شده است که در حدود ۲۰ نوع پروتئین مختلف با غشای هسته همراه‌اند.

همراهی آنزیم‌های مشخصی با غشای هسته لازم است، زیرا انتقال فعال مواد معینی به درون هسته مشاهده شده است. فعالیت ATP سنتتاز در غشا گزارش شده است، زیرا انتقال اسیدهای آمینه به درون هسته که به سدیم بستگی دارند از طریق هیدرولیز ATP سنتتاز امکان دارد. غشای هسته نیز حاوی تعدادی آنزیم برای انتقال الکترون‌هاست. چندین آنزیم مانند گلوکوز -۶- فسفاتاز و سیتوکروم P-۴۵۰ نیز با غشای هسته همراه‌اند. این آنزیم‌ها همچنین در شبکه‌ی آندوپلاسمی ظاهر می‌شوند که ممکن است تصادفی نباشند، بلکه شباهتی را بین شبکه‌ی آندوپلاسمی و غشای هسته نشان می‌دهند.

خودآزمایی ۹-۱

۱. نوکلئوتید یا گونوفور چیست و در کدام گروه از موجودات زنده دیده می‌شود؟
۲. عناصر تشکیل‌دهنده‌ی هسته را نام ببرید.
۳. غشای هسته از کجا منشأ می‌گیرد؟
۴. انولی را تعریف کنید و درباره‌ی طبیعت آن توضیح دهید.
۵. منظور از مجموعه‌ی منفذی چیست؟ در این‌باره توضیح دهید.
۶. نقش غشای هسته چیست؟
۷. پروتئین‌های هسته را نام ببرید.

۲. شیره‌ی هسته

پیکر هسته که در غشای آن محصور است از توده‌ی متراکم ژل مانند تشکیل شده است. این توده مرکب از دو عنصر، هر یک با طبیعت متحرک و ترکیب شیمیایی پیچیده است. این عناصر عبارت‌اند از: «ژل هسته‌ای یا کاریولنف»[1] که اصطلاحاً شیره‌ی هسته خوانده می‌شود.

---

1. Nuclear golon karyolymph

ژل هسته‌ای، دانه‌دار و حاوی ماده‌ی رشته‌ای، از نظر پروتئین بسیار غنی است، اما درصد کمی از DNA، RNA و فسفولیپیدها در آن دیده می‌شوند. پروتئین‌ها تا حد بسیار زیادی اسیدی هستند و تحت تأثیر تراکم کلسیم و منگنز، به‌طور غیرمعمول توانایی انبساط و انقباض را دارند. در این ناحیه پدیده‌هایی چون همانندسازی DNA، نسخه‌برداری و انتقال مواد صورت می‌گیرد.

۳. هستک

در شیره‌ی هسته، ساختارهای شناخته شده‌ای به‌نام هستک یا پلاسموزوم[1] وجود دارند که در همه‌ی هسته‌های یوکاریوتی، به‌جز اسپرم و بعضی جلبک‌ها و یاخته‌های لقاح یافته‌ی دوزیستان، دیده می‌شوند. معمولاً در هر هسته یک هستک وجود دارد، اما تعداد آنها ممکن است در یاخته‌های مختلف تغییر کند. سنتز پروتئین در یاخته‌هایی که هستک ندارند به مقدار کم است و یا اصلاً وجود ندارد.

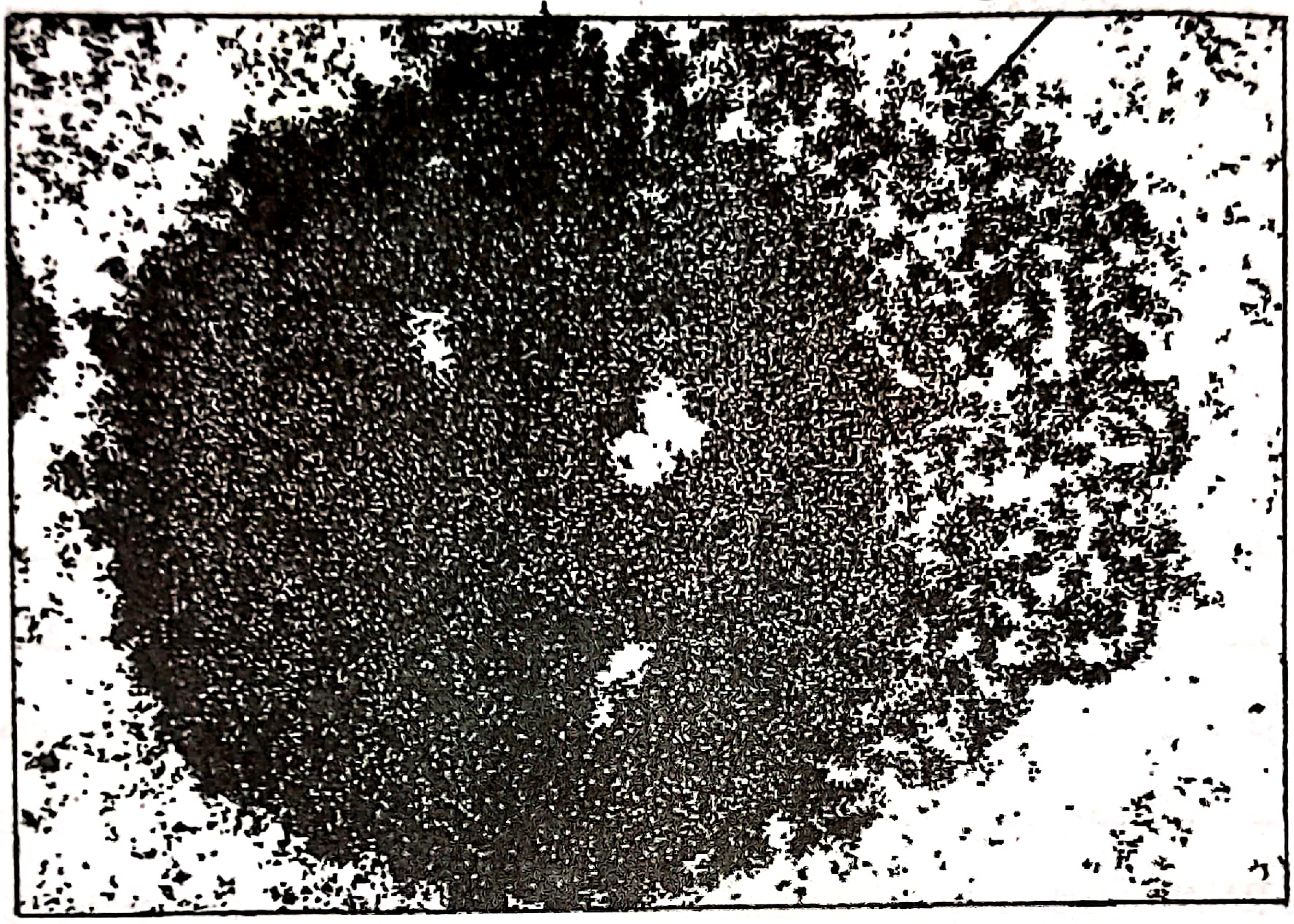
ساختار هستک

ساختار هستک به‌گونه‌ای قابل ملاحظه تغییر می‌کند، اما اغلب قسمت درونی آن رنگ تیره دارد که با لایه‌ی روشنی محصور شده است. یک هسته‌ی واقعی یوکاریوتی محتوی یک هستک بزرگ یا دو هستک کوچک‌تر است که در هسته و در طول کروموزوم‌های مشخص قرار گرفته‌اند. این کروموزوم‌ها دارای محل‌های ویژه نواحی سازمان‌دهنده‌ی هستگی هستند که مسئول ایجاد هستک‌اند. ساختار ریختی هستک ممکن است هنگام چرخه یاخته‌ای تغییر کند و هنگام پروفاز، هستک ناپدید می‌شود. هنگام متافاز کاملاً نابود می‌گردد و در مرحله‌ی تلوفاز مجدداً پدیدار می‌شود. هستک انترفازی شکل نامنظم دارد و کاملاً مشخص است.

هستک حاوی توده‌ای از مواد است که در اثر تغییرات سوخت و سازی در هسته به‌وجود می‌آید و با پیرونین[2] رنگ می‌گیرد. دو ناحیه‌ی مجزا در هستک دیده می‌شود. ناحیه‌ی متجانس مرکزی به‌وسیله‌ی ناحیه‌ی رشته‌ای محتوی دانه‌های متراکم همانند

1. plasmosomes
2. pyronin

ریبوزوم‌ها احاطه شده است (شکل ۹-۴). دانه‌های ناحیه‌ی دانه‌ای بسیار کوچک و در حدود ۱۵ تا ۲۰ نانومتر هستند. ناحیه‌ی رشته‌ای مرکب از رشته‌های نازک است و ناحیه‌ی مرکزی هستک را اشغال می‌کند.



شکل ۹-۴. تمایز ریختی هستک به دو ناحیه‌ی رشته‌ای (ناحیه‌ی متجانس) و دانه‌ای.

در بعضی حالات، ناحیه‌ی هستکی به‌وسیله‌ی حلقه‌ای از ماده‌ی کروماتین احاطه شده است که به روش فولگن رنگ می‌گیرد. این کروماتین رشته‌ای است و معرف ناحیه‌ی هتروکروماتین است که گاهی تا درون هستک ادامه می‌یابد. به‌نظر می‌رسد که این رشته‌ها DNA بوده و معرف ناحیه‌ی سازمان‌دهنده‌ی هستکی هستند. ناحیه‌ی دانه‌دار از ذرات پیش ریبوزومی تشکیل شده است. سازمان‌دهنده‌ی هستکی یا ناحیه‌ی مشخصی از کروموزوم مسئول تشکیل هستک است. آزمایش با یاخته‌های دوزیستان نشان داده است که اساس ژنتیکی برای تشکیل هستک وجود دارد. ژن‌های همراه هستک از نظر بعضی از بازهای ویژه‌ی نوکلئوتید غنی هستند و در نواحی ویژه‌ای از کروموزوم قرار دارند که به‌صورت گروهی و در «توالی‌های چندتایی»[1] رخ می‌دهند.

1. multiple sequences

نقش هستک

هستک در سه پدیده مشارکت دارد: ۱. نسخه‌برداری از ژن‌هایی که برای ساختن RNAی ریبوزومی به‌کار می‌روند، ۲. شرکت در سلسله روندهای مربوط به مولکول پیش‌ریبوزومی، ۳. جمع‌آوری اجزاء ریبوزومی. ناحیه‌ی سازمان‌دهنده‌ی هستکی روی کروموزوم، متشکل از نسخه‌های تکرارشونده‌ای از ژن‌هایی است که RNAی ریبوزومی را به رمز درمی‌آورند.

ژن‌های هستکی (ناحیه‌ی سازمان‌دهنده‌ی هستکی کروموزوم) گاهی DNAی ریبوزومی نامیده می‌شوند. این ژن‌ها همانند نسخه‌های تکرارشونده به‌صورت دسته یا سنبله رخ می‌دهند RNA که از روی DNAی ریبوزومی نسخه‌برداری می‌شود،از گونه‌ی ۴۵ s است، و به‌صورت ترکیب رشته‌ای هستک ظاهر می‌شود و سپس هنگام انتقال از حالت رشته‌ای به دانه‌ای تحول می‌یابد. RNAی ریبوزومی ۴۵ s متیل‌دار شده و به واحدهای ۱۸ s و ۲۸ s شکافته می‌شود. سپس در سیتوپلاسم رها می‌گردد. در این حالت یا آزاد باقی می‌مانند و یا به شبکه‌ی آندوپلاسمی می‌چسبند. ریبوزوم یوکاریوت‌ها از اجزاء ۶۰ s و ۴۰ s تشکیل شده است که حاوی پروتئین و RNA تقریباً به میزان مساوی است. جزء ۶۰ s محتوی RNA با اندازه‌ی ۲۸ s است درحالی‌که جزء ۴۰s دارای مولکول RNA با اندازه‌ی ۱۸ s است.

مشاهده‌ی جالبی از تکرار ژن در اووسیت دوزیستان به عمل آمده است. به نظر می‌رسد که ژن‌های ریبوزومی در صدها نسخه، در اوایل مرحله‌ی اووسیت ظاهر می‌شوند. در اواخر اووسیت نخستین، اجسام هستک مانند فراوان سرشار از پروتئین، RNA و DNAی حلقوی که هیچ گونه‌ی تماسی با کروموزوم‌ها ندارند، مشاهده می‌شوند. این پدیده در اثر تکرار ژن قبل از تشکیل اجسام هستک مانند است. مولکول RNAی حلقوی، چنانکه در اجسام هستک مانند مشاهده شدند، مقدار فراوانی از RNAی ریبوزومی تولید می‌کنند. این هستک‌های اضافی و DNAی ریبوزومی به‌تدریج با رشد مراحل جنینی ناپدید می‌شوند.

خودآزمایی ۹-۲

۱. ژل هسته‌ای چیست و چه ساختاری دارد؟
۲. چه روندهایی در ژل هسته‌ای یا کاریولنف رخ می‌دهند؟
۳. هستک، در مراحل مختلف تقسیم یاخته، به چه شکلی است؟
۴. هستک از چه بخشی به‌وجود می‌آید؟ آن را توضیح دهید.
۵. ساختار هستک را شرح دهید.
۶. نقش هستک را بیان کنید.
۷. RNAی ریبوزومی از چه نوعی است و به چه اجزایی تبدیل می‌شود؟
۸. هستک‌های اضافی مشاهده شده در اووسیت دوزیستان چگونه تشکیل می‌شوند؟ آن را توضیح دهید.

کروماتین

کروماتین به‌عنوان مهم‌ترین ماده‌ی هسته است زیرا اساس وراثت را تشکیل می‌دهد. کروماتین محتوی DNA، RNA و پروتئین بسته‌بندی شده است که در آن رشته‌های DNA غیرفعال‌اند، و به علت اتصال به پروتئین در دسترس نیستند. ساختار کروماتین در دو مرحله‌ی زندگی یاخته، یعنی در انترفاز و مرحله‌ی تقسیم تفاوت می‌کند. ماده‌ی کروماتین در طی تقسیم یاخته به شکل ساختارهایی به‌نام کروموزوم درمی‌آید. در سطور آینده هر یک از دو ساختار را به‌ترتیب مورد بررسی قرار می‌دهیم.

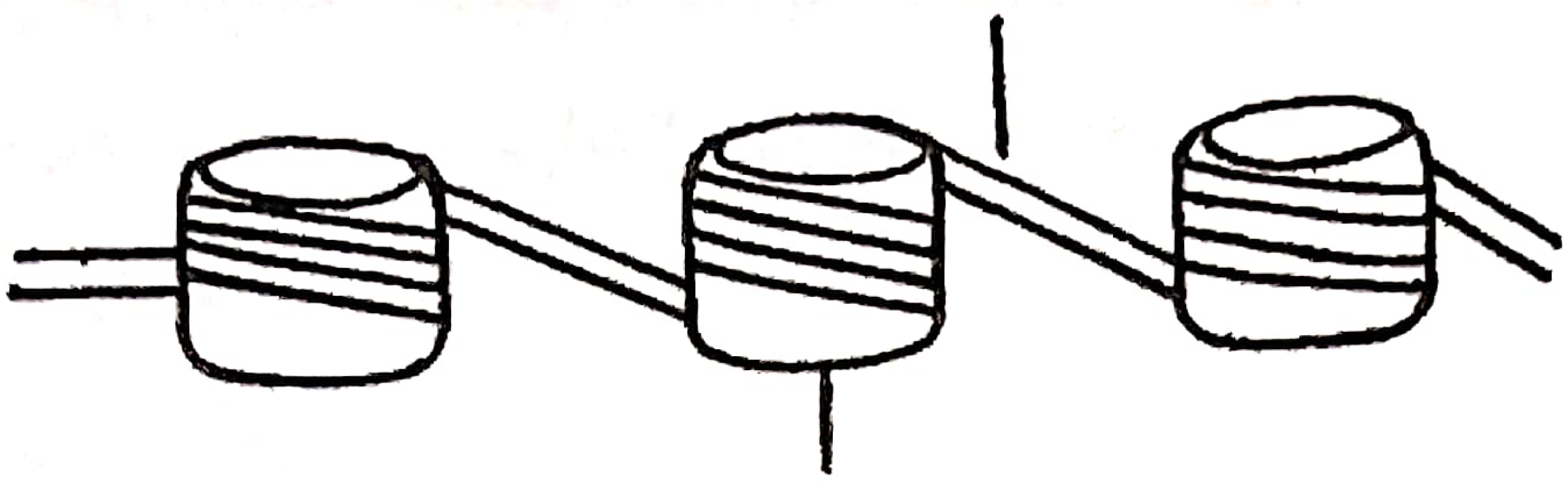
هنگامی که کروماتین متراکم است، هتروکروماتین[1] نامیده می‌شود که به‌صورت تکه‌هایی نزدیک غشای هسته، یا به حالت پراکنده در درون آن و یا در اطراف هستک قرار دارد.

طبیعت حقیقی کروماتین از سال ۱۹۷۴ به بعد روشن شد. شواهد تجربی نشان می‌دهند که کروماتین همانند یک رشته‌ی تسبیح است که هر دانه‌ی آن واحد جداگانه‌ای به‌نام نوکلئوزوم[2] خوانده می‌شود. نوکلئوزوم‌ها به‌طور فردی به‌وسیله‌ی نخ ظریفی به‌نام DNAی دو رشته‌ای آزاد به هم متصل‌اند (شکل ۹ـ۵). نوکلئوزوم‌ها را می‌توان با اثر

---

1. heterochromatin
2. nucleosome

دادن آنزیم آندونوکلئاز (میکروکوکال نوکلئاز[1]) بر روی کروماتین که DNA را بین نوکلئوزوم‌ها قطع می‌کند، از یکدیگر جدا ساخت.



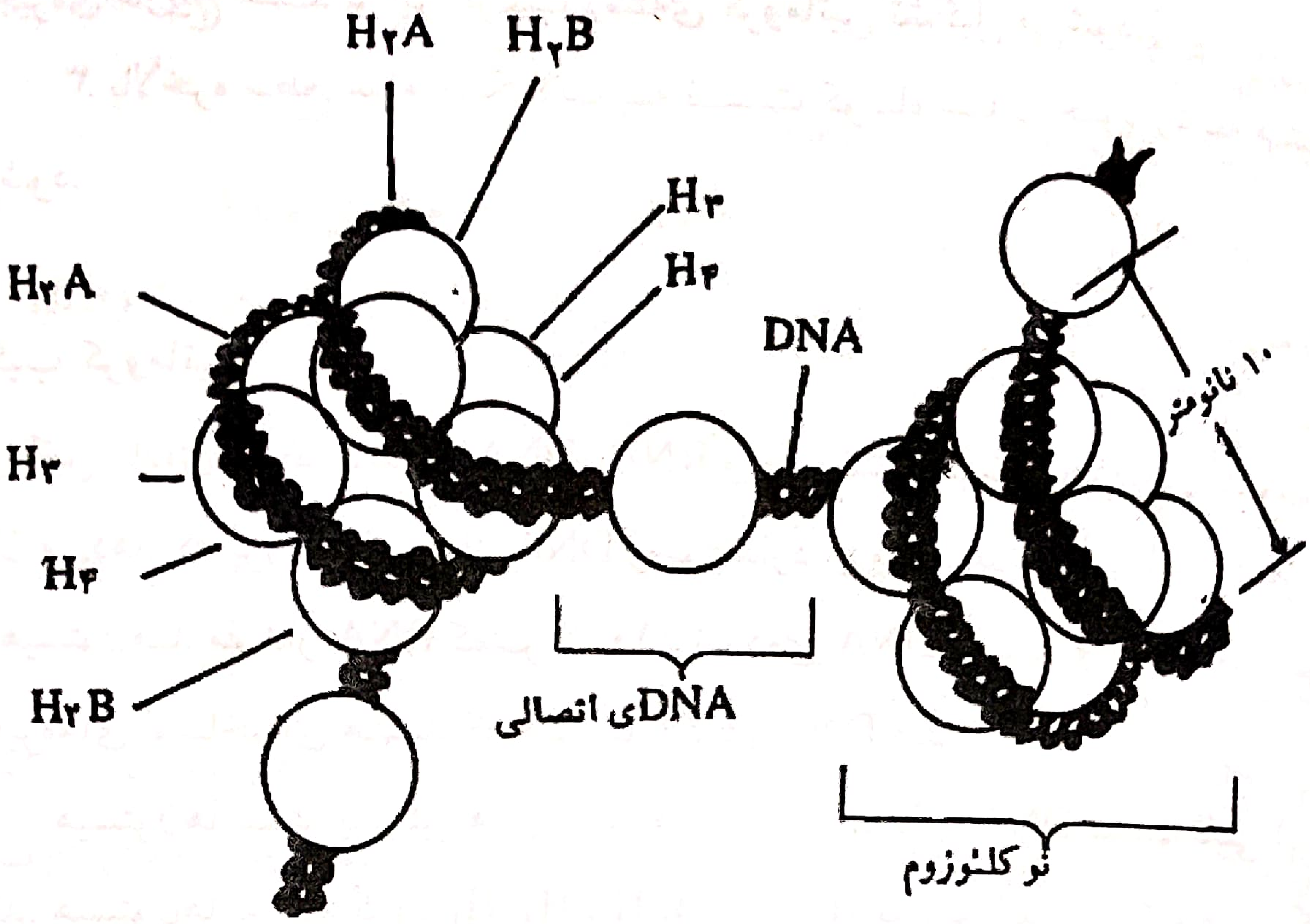
شکل ۹-۵. نوکلئوزوم‌ها به‌وسیله‌ی DNAی فاصله‌دار به یکدیگر متصل می‌شوند.

هر نوکلئوزوم متشکل از ۲۰۰ جفت‌باز DNAی همراه با هیستون هشت‌تایی است (۲ نسخه از هر یک از هیستون‌های H_2A , H_2B, H_3, H_4 که هسیتون‌های مغزی نامیده می‌شوند). با هر نوکلئوزوم یک مولکول هیستون H1 همراه است (شکل ۹ـ۶).

همه‌ی نوکلئوزوم‌ها از هیستون هشت‌تایی همراه با طول معینی از DNA که در نوکلئوزوم‌های انواع مختلف متغیر است، تشکیل شده‌اند. DNAی نوکلئوزوم به دو بخش تقسیم می‌شود، ستون فقرات DNA که در حدود ۱۶۴ جفت باز دارد، و DNAی فاصله‌دار که از تعداد متفاوتی باز (حدود ۸ تا ۱۱۴) تشکیل شده است. DNA به‌صورت کلاف مارپیچ دوبار در سطح نوکلئوزوم می‌پیچد. نوکلئوزوم استوانه‌ای به‌قطر حدود ۱۱ نانومتر و به طول ۶ نانومتر است.

نواحی هتروکروماتین در مرحله‌ی انترفاز و اوایل پروفاز متراکم شده و کروموسنترها را تشکیل می‌دهند، که با فوشین بازی بسیار رنگ می‌گیرند. بخش هتروکروماتینی تا چندی قبل فعال تصور نمی‌شد، اما اخیراً نشان داده شده است که برخی ژن‌های مهم در آن وجود دارند. این بخش از نظر DNA غنی است. این نوع DNA را DNAی سیاره‌ای یا اضافی گویند. چنین مطرح شده است که هتروکروماتین هنگام میتوز در جدایی کروموزوم‌ها دخالت دارد.

1. micrococcal



شکل ۹-۶. ساختار نوکلئوزوم. هر نوکلئوزوم از هیستون‌های هشت‌تایی (دو نسخه از هر یک از هیستون‌های H_2A , H_2B, H_3, H_4) همراه با ۱۶۴[1] جفت نوکلئوتید از DNA تشکیل شده است. هیستون H_1 بخشی از ستون فقرات نوکلئوزوم نیست بلکه با DNAی بین نوکلئوزوم‌ها همراه است. قطر هر نوکلئوزوم در حدود ۱۰ نانومتر است.

همه‌ی کروماتین هنگام رشد یاخته در مرحله‌ی انترفاز تولید می‌شوند. همانندسازی ماده‌ی ژنتیکی فقط در نواحی معینی رخ می‌دهد، و DNAی دورشته‌ای همراه با یک گروه هیستون هشت‌تایی ساخته می‌شود. تکثیر نوکلئوزوم یک روند پیچیده‌ای است که هنوز کاملاً مشخص نشده است.

کروماتین در هسته دارای سه سطح تشکیلاتی است.

۱. کلاف شدن DNA در درون دانه‌های تسبیح مانند. این سطح تشکیلاتی در یوکروماتین، هتروکروماتین و کروموزوم‌ها ثابت است.

۲. دومین سطح تشکیلاتی کروماتین، پیچیده شدن دانه‌های تسبیح مانند در یک

۱. در کتاب The world of the cell تألیف Wayne. M. Becker ۱۴۶ جفت نوکلئوتید ذکر شده است.

زنجیره‌ی مارپیچ است. به این ترتیب رشته‌ی کروماتین تشکیل می‌شود.

۳. بالأخره سطح سوم تشکیلات به نسبت کوتاه شدن خود رشته مشخص می‌شود.

ترکیب کروماتین

کروماتین ماده‌ی غلیظ محتوی DNA، RNA و پروتئین است. تجزیه‌ی شیمیایی آن نشان می‌دهد که پروتئین بیش از DNA وجود دارد. پروتئین‌ها دو دسته‌اند: هیستون‌ها و غیرهیستون‌ها. مقدار RNA کمتر از ۱۰٪ توده‌ی DNA است، و بیشتر به‌صورت زنجیره‌های نوساخته‌ای هستند که هنوز با الگوی DNA همراه‌اند.

هیستون‌ها بیشتر پروتئین‌های بازی هستند و معمولاً با DNA نسبت ثابتی (برابر) دارند. هیستون‌ها به پنج گروه $H_2A, H_2B, H_3, H_4, H_1$ تقسیم شده‌اند که هر یک با نسبت آرژینین / لیزین مشخص شده‌اند. چهار گروه اول هیستون حاوی اسیدآمینه‌هایی اسیدی و بازی فراوان‌اند و لذا بسیار بار دارند. پنجمین گروه هیستون‌ها از نظر اسیدآمینه‌ی لیزین بسیار غنی بوده و شامل پروتئین‌های وابسته‌ی بسیاری با چندین رشته اسیدآمینه‌های «نیمه نیمه رویِ هم»[1] قرار گرفته‌اند. بقیه‌ی پروتئین‌ها را پروتئین‌های غیرهیستونی کروماتین می‌نامند.

این گروه پروتئین در تجلی ژن دخیل‌اند. RNA پلیمراز یک پروتئین غیرهیستونی پایدار است.

کروماتین یوکاریوت‌ها طبیعت رشته‌ای دارد و قطر هر رشته در حدود ۳ تا ۲۵ نانومتر است قطر رشته‌ی کروماتینی در انسان ۲۰ نانومتر است و این قطر در تمام طول ثابت نیست، بلکه به‌وسیله‌ی گره‌ها یا برآمدگی‌هایی قطع می‌شود. این رشته به‌طور ویژه‌ای در کروماتید کلاف شده است. فرض بر این است که در هر کروماتید، یک مارپیچ DNA وجود دارد. این نظر به‌عنوان فرضیه‌ی «یونی نم»[2] شناخته شده است.

در بخش بعدی به بررسی دقیق‌تر ماده‌ی کروماتینی یا ماده‌ی وراثتی یاخته، که در یاخته‌های یوکاریوتی در مرحله‌ی تقسیم به‌نام کروموزوم نامیده می‌شود، می‌پردازیم.

---

1. overlap
2. unineme

خودآزمایی ۹-۳

۱. ساختار یک نوکلئوزوم را شرح دهید.

۲. هیستون‌ها چه نوع ترکیباتی هستند؟ چه نقشی دارند و چند گروه‌اند؟

۳. کروموسنتز چیست و در کدام بخش دیده می‌شود؟ در بخش هتروکروماتین یا یوکروماتین؟

۴. فرضیه‌ی «یونی نم» را تعریف کنید.

کروموزوم

کروموزوم‌ها مهم‌ترین ساختارهای یاخته‌ای مستقر در هسته‌اند و در انتقال اطلاعات وراثتی دارای نقش حیاتی هستند کروموزوم‌های یوکاریوتی طبیعت پیچیده‌ای دارند و ساختار مولکولی آنها هنوز کاملاً روشن نیست. به هر حال، اطلاعات ما درباره‌ی کروموزوم‌های پروکاریوتی و ویروسی جدید است،و براساس این اطلاعات، ساختار شیمیایی آنها را DNA یا RNA تشکیل می‌دهد. در کروموزوم‌های گیاهان عالی و جانوران، مقدار قابل ملاحظه‌ای از پروتئین‌های بازی به‌نام هیستون‌ها نیز وجود دارند که سبب پیچیدگی بیشتر آنها می‌شوند. شواهد قوی وجود دارند که هیستون‌ها در انتقال اطلاعات ژنتیکی دخالت نمی‌کنند. در سال ۱۹۴۴، آوری[1]، مک‌لود[2] و مک‌کارتی[3] با ارائه‌ی دلیل تجربی نشان دادند که اسید نوکلئیک به‌عنوان ماده‌ی ژنتیکی به‌کار می‌رود. این ماده‌ی ژنتیکی ژنوم[4] نامیده شد.

ژنوم ویروسی (کروموزوم ویروسی)

ویروس‌ها محتوی DNA یا RNA هستند که هر دو توانایی ژنتیکی دارند. بعضی از ژنوم‌های بیماریزای DNA رشته‌های منفردی مانند RNA هستند. همچنین بعضی از ژنوم‌های بیماری‌زایی RNA نیز دو رشته‌ای‌اند. اندازه و ساختار ژنوم چندین ویروس در جدول ۹-۱ آمده است.

---

1. Avery
2. Macleod
3. Mc Carty
4. genome

ماده‌ی ژنتیکی ϕX ۱۷۴ مورد مطالعه‌ی بسیار قرار گرفته است. در سال ۱۹۶۲ سین‌شیمر[1] و همکارانش مشاهده کردند که DNAی این ویروس حلقوی و یک رشته‌ای است، و در آن نسبت بازهای ادنین به تیمین و ستیوزین به گوانین برابر یک نیست. ساختار کامل مولکولی ژنوم بیماری‌زایی ویروس مذکور مورد مطالعه قرار گرفته و دیده شده است که DNAی این ویروس ۵۳۷۵ نوکلئوتید دارد که ۹ ژن را تشکیل می‌دهد. بعضی از این ژن‌ها «نیمه نیمه روی هم» قرار گرفته‌اند. بعضی از ویروس‌ها مانند SV ۴۰ و پلیوما[2]، DNAی دو رشته‌ای دارند. ژنوم ویروس‌های RNA به‌صورت‌های مختلف وجود دارند.

جدول ۹-۱. اندازه و ساختار ژنوم‌های بعضی از ویروس‌ها (حفظ کردنی نیست)

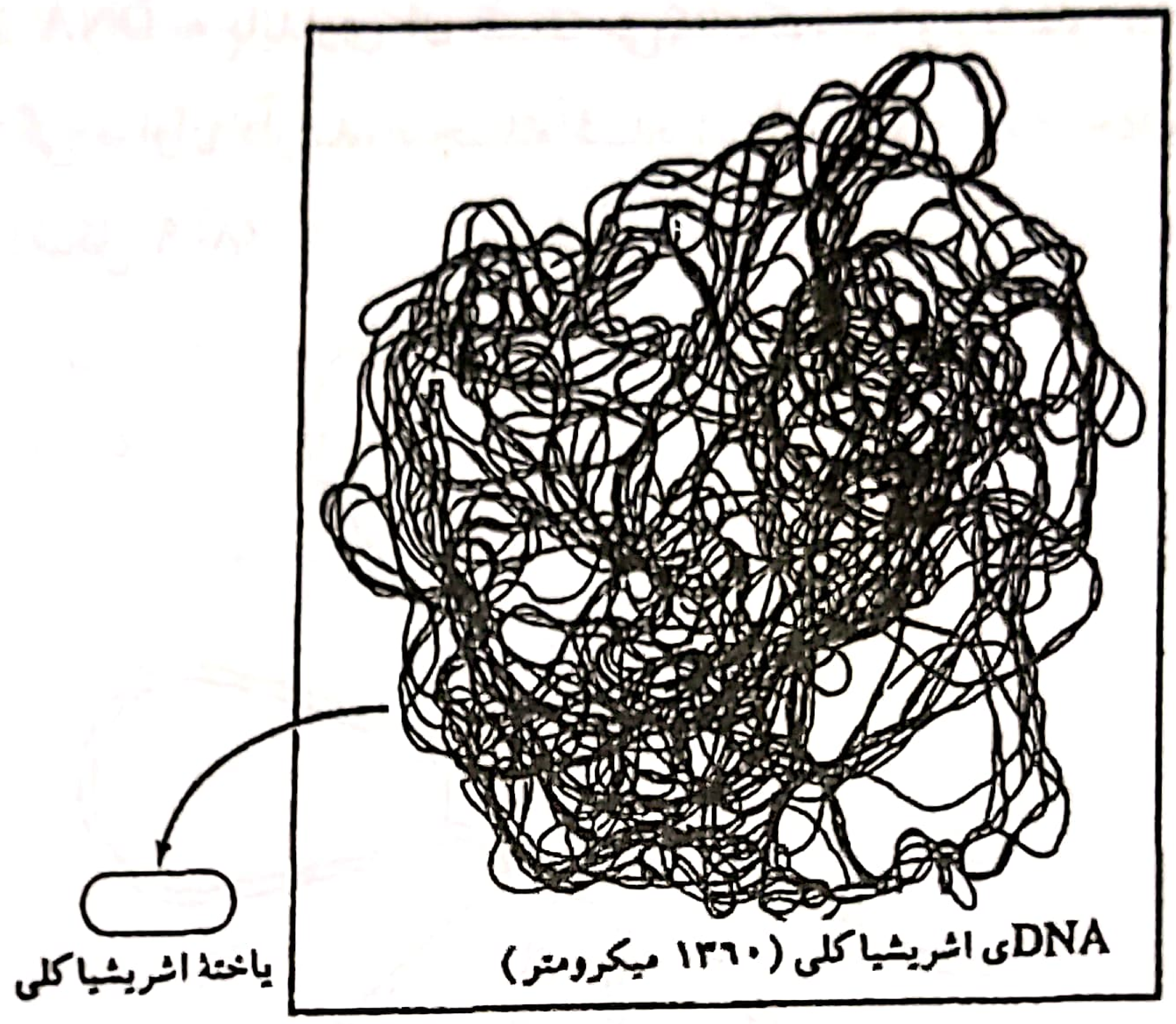
ویروس	سرشت اسیدنوکلئیک	تعداد ژن‌ها (تقریبی)
ویروس‌های حاوی RNA		
Potato splndle virus	Linear, single – stranded RNA	1
Tobacco mosaic virus	Linear, single – stranded RNA	7
R17 coliphage	Linear, single – stranded RNA	4
Polio virus	Linear, single – stranded RNA	9
Inauenxe virus	Linear, single – stranded RNA	12
Mouse ieukenia	Linear, single – stranded RNA	37
Sindbis virus	Linear, single – stranded RNA	14
Reovirus	Linear, single – stranded RNA	25
ویروس‌های حاوی DNA		
ϕ x174 coliphage	Gircular, single – stranded DNA	9
Polyoma virus	Gircular, single – stranded DNA	5
Sv 40 virus	Gircular, single – stranded DNA	6
P4 cohphege	Linear, double – stranded DNA	10
Adenovirus	Linear, double – stranded DNA	38
T4 coliphage	Linear, double – stranded DNA	180
T5 coliphage	Linear, double – stranded DNA	125
T7 coliphage	Linear, double – stranded DNA	42
Herpes virus	Linear, double – stranded DNA	160

ژنوم یا کروموزوم‌های پروکاریوتی

یاخته‌ی پروکاریوتی محتوی DNA است که در مقایسه با ویروس‌ها بسیار عظیم‌الجثه محسوب می‌شود. درباره‌ی کروموزوم‌های (DNA) «اشریشیاکولی» و «سالمونلا

1. Sinsheimer
2. Polyoma

تیفی‌موریوم»[1] مطالعات بسیار صورت گرفته‌اند. در اشریشیاکولی، کروموزوم حلقوی و به‌صورت DNAی دو رشته‌ای مارپیچی به طول تقریبی ۱۱۰۰ میکرومتر و محتوی حدود $۱۰^۶$ × ۳/۲۳۵ جفت نوکلئوتید است (شکل ۹-۷).



شکل ۹-۷. DNAی اشریشیا کلی.

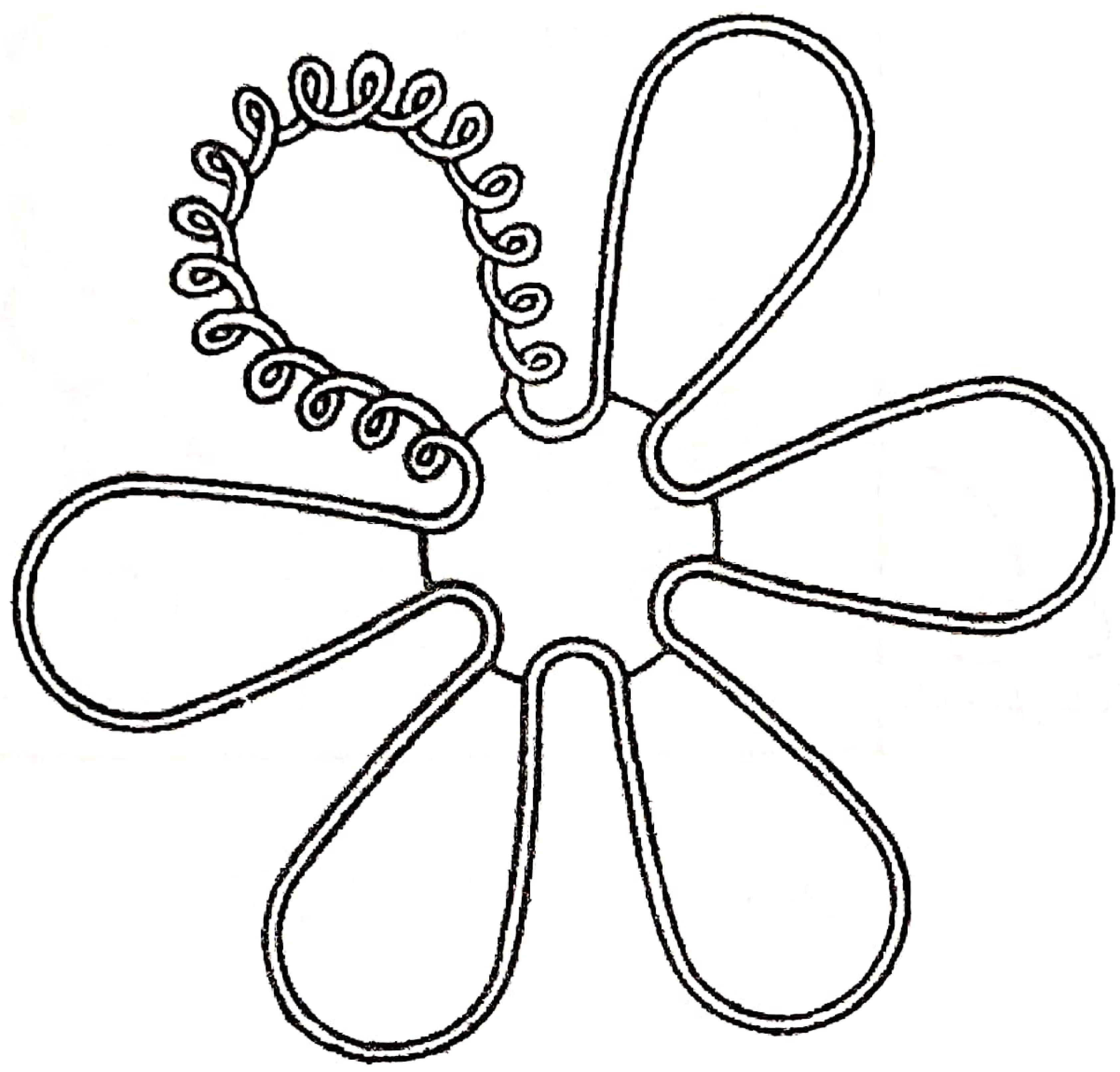
هنگامی که ژنوم از یاخته‌ها جدا می‌شود، دارای مقدار کمی RNA و پروتئین است. RNA در حدود ۳۰٪ و پروتئین‌ها ۱۰٪ وزن یاخته‌ها را تشکیل می‌دهند. بعد از تکمیل روند نسخه‌برداری، RNA بیشتر به‌صورت RNAی پیک همراه با DNA است. لذا بخشی از ژنوم به‌شمار نمی‌آید. بیشتر پروتئین‌های مشخص شده از آنزیم‌ها تشکیل می‌دهند. بنابراین پروتئین و RNA به‌عنوان مواد ساختاری DNA محسوب نمی‌شوند. کروموزوم به مزوزوم، که بخشی از غشای یاخته است. متصل است. در باکتری اشریشیاکلی و باکتری‌های مشابه آن، علاوه بر کروموزوم منفرد، DNAهای حلقوی دورشته‌ای به‌نام پلاسمید و اپی‌زوم[2] وجود دارند که به‌طور مستقل می‌توانند همانندسازی کنند. تفاوت اساسی بین پلاسمید و اپی‌زوم این است که پلاسمید می‌تواند مستقلاً در میزبان همانندسازی کند، درحالی‌که اپی‌زوم در ابتدا باید با کروموزوم‌های

---

1. Salmonella typhimurium
2. episome

میزبان یکی شود و سپس همزمان با آن به همانندسازی بپردازد.

باکتری ترموپلاسما اسیدوفیلیوم[1] دارای کروموزوم غیرمعمولی است. این کروموزوم حاوی پروتئین هیستون مانند، همراه با DNA است. احتمالاً پروتئین هنگام غیرطبیعی شدن DNA به پایداری آن کمک می‌کند. کروموزوم به‌صورت حلقه‌هایی که خود تاب‌خوردگی فراوان دارند، پیچیده شده است. هر حلقه حدود ۴۰۰ جفت نوکلئوتید دارد (شکل ۹-۸).



شکل ۹-۸. کروموزوم ترموپلاسما اسیدوفیلوم که بسیار پیچ‌خورده است.

پلاسمیدها دارای ساختار ژنتیکی خاص خود هستند، و ژنوم بعضی ویروس‌های آلوده‌کننده را نشان می‌دهند که ژن‌های اضافی را در اختیار میزبان می‌گذارند. بنابراین، آنها حلقه‌های اضافی ژنی DNA هستند که توانایی همانندسازی مستقل در سیتوپلاسم باکتری‌ها را دارند. پلاسمیدها در اثر تقسیم یاخته‌ای یا از راه پیلی از یاخته‌ای به یاخته‌ی دیگر منتقل می‌شوند.

اپی‌زوم‌ها عاملینی هستند که با کروموزوم‌های باکتری‌ها یکی شده و در طول آن همانندسازی می‌کنند. شناخته‌شده‌ترین اپی‌زوم‌ها، عوامل جنسی یا لقاحی (F^+) هستند که به‌طور خطی از راه تماس لوله‌ای از یاخته‌ای به یاخته‌ی دیگر عبور می‌کنند.

---

1. Thermoplasma acidiphilium

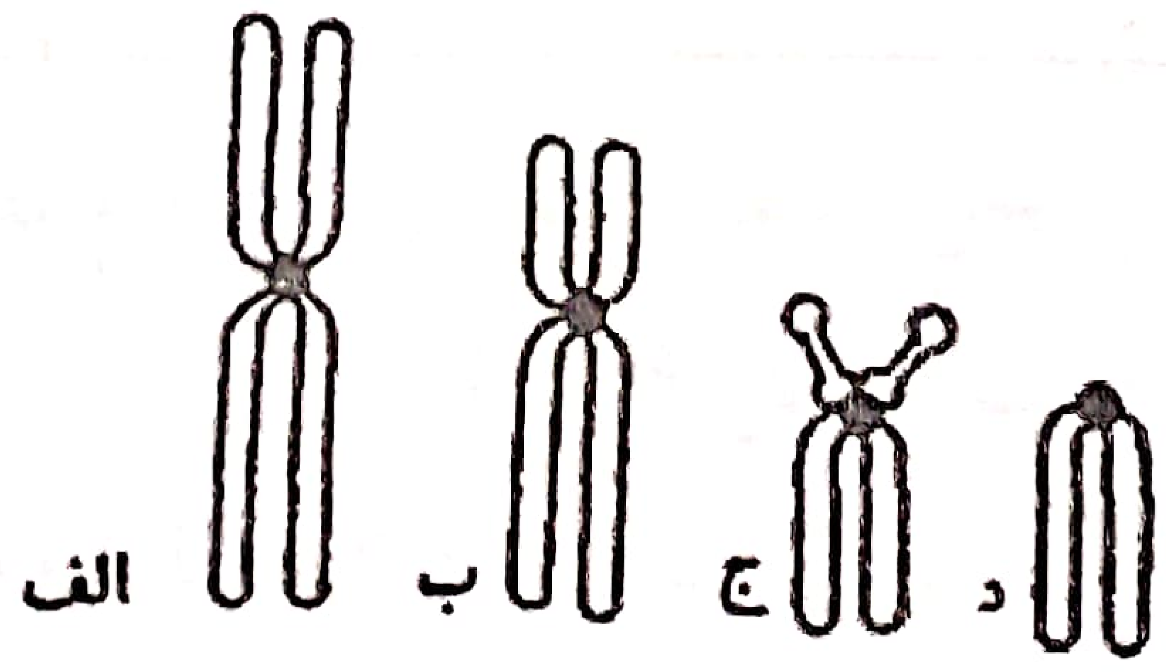
کروموزوم‌های یوکاریوتی

کروموزوم‌های یوکاریوتی نسبت به پروکاریوت‌ها پیچیدگی بیشتری نشان می‌دهند. برخلاف پروکاریوت‌ها که DNAی منفرد و حلقوی دارند، DNAی یوکاریوت‌ها به قطعاتی تقسیم شده که هر یک با پروتئین یک کمپلکس را تشکیل داده‌اند. DNAی یوکاریوت‌ها به علت همراه بودن با پروتئین‌ها قادر است هنگام تقسیم یاخته به‌صورت اشکال بسیار متراکمی پیچ‌خوردگی حاصل کند و در نتیجه حرکت کروموزوم‌های دختر را به قطب‌های مخالف یاخته‌ی در حال تقسیم آسان می‌سازد. این کروموزوم‌های متراکم شده در یاخته‌های در حال تقسیم به‌صورت میله‌های تیره‌رنگی به آسانی در زیر صفحه‌ی میکروسکوپ نوری دیده می‌شوند، و پس از تقسیم یاخته، کروموزوم‌های یوکاریوت‌ها از هم باز شده و دیگر به‌صورت منفرد در زیر صفحه‌ی میکروسکوپ نوری دیده نمی‌شوند. باز شدن کروموزوم‌ها به شکل گسترده‌تر، به RNAی پیک تولیدکننده‌ی آنزیم‌های یاخته امکان می‌دهد که به DNA دست یابند. بنابراین اطلاعات ژنتیکی می‌تواند برای رهبری سنتز آنزیم‌ها مورد استفاده قرار گیرد.

تعداد کروموزوم‌ها در هر گونه موجود زنده ثابت است و شکل فیزیکی آنها براساس چرخه‌ی یاخته‌ای تغییر می‌کند. در دنباله‌ی مطالب به بررسی کامل‌تر و کروموزوم‌های یوکاریوتی می‌پردازیم.

ریخت‌شناسی کروموزوم‌های یوکاریوتی

کروموزوم‌ها ساختارهایی نامنظم و نخ‌مانندند که به‌آسانی می‌توان آنها را در مرحله‌ی متافاز میتوز مشاهده و شمارش کرد. هر کروموزوم دارای یک نقطه‌ی اتصال به دوک تقسیم است که سانترومر نامیده می‌شود و به کروموزوم شکل می‌دهد. بر اساس محل قرار گرفتن سانترومر، چهار نوع کروموزوم وجود دارد (شکل ۹-۹):



شکل ۹-۹. چهار نوع کروموزوم: الف) متاسانتریک، ب) ساب متاسانتریک، ج) الکتروسانتریک، د) تلوسانتریک.

۱. متاسانتریک[1]: سانترومر کروموزوم را به دو بازوی مساوی تقسیم می‌کند.

۲. ساب متاسانتریک[2]: سانترومر کروموزوم را به دو بازوی نامساوی تقسیم می‌کند.

۳. اکروسانتریک[3]: سانترومر طوری در کروموزوم قرار گرفته است که بازوی بسیار کوتاهی از کروموزوم مشاهده می‌شود.

۴. تلوسانتریک[4]: در این نوع کروموزوم، سانترومر در یک انتهای آن قرار گرفته است.

۵. در بعضی کروموزوم‌ها ممکن است بیش از یک سانترومر وجود داشته باشد. در چنین حالتی کروموزوم را پلی‌سانتریک[5] گویند.

براساس تفسیر دارلینگتون[6] و وایت[7] سه نوع کروموزوم یوکاریوتی وجود دارد. اتوزوم‌ها[8] معمولی‌ترین آنها هستند که در همه‌ی یاخته‌ها یافت می‌شوند. نوع دیگر، کروموزوم‌های جنسی[9] هستند که به تعداد کمتر و فقط در یاخته‌های جنسی جانوران و گاهی گیاهان یافت می‌شوند. کروموزوم‌های جنسی برای تعیین جنسیت به‌کار می‌روند.

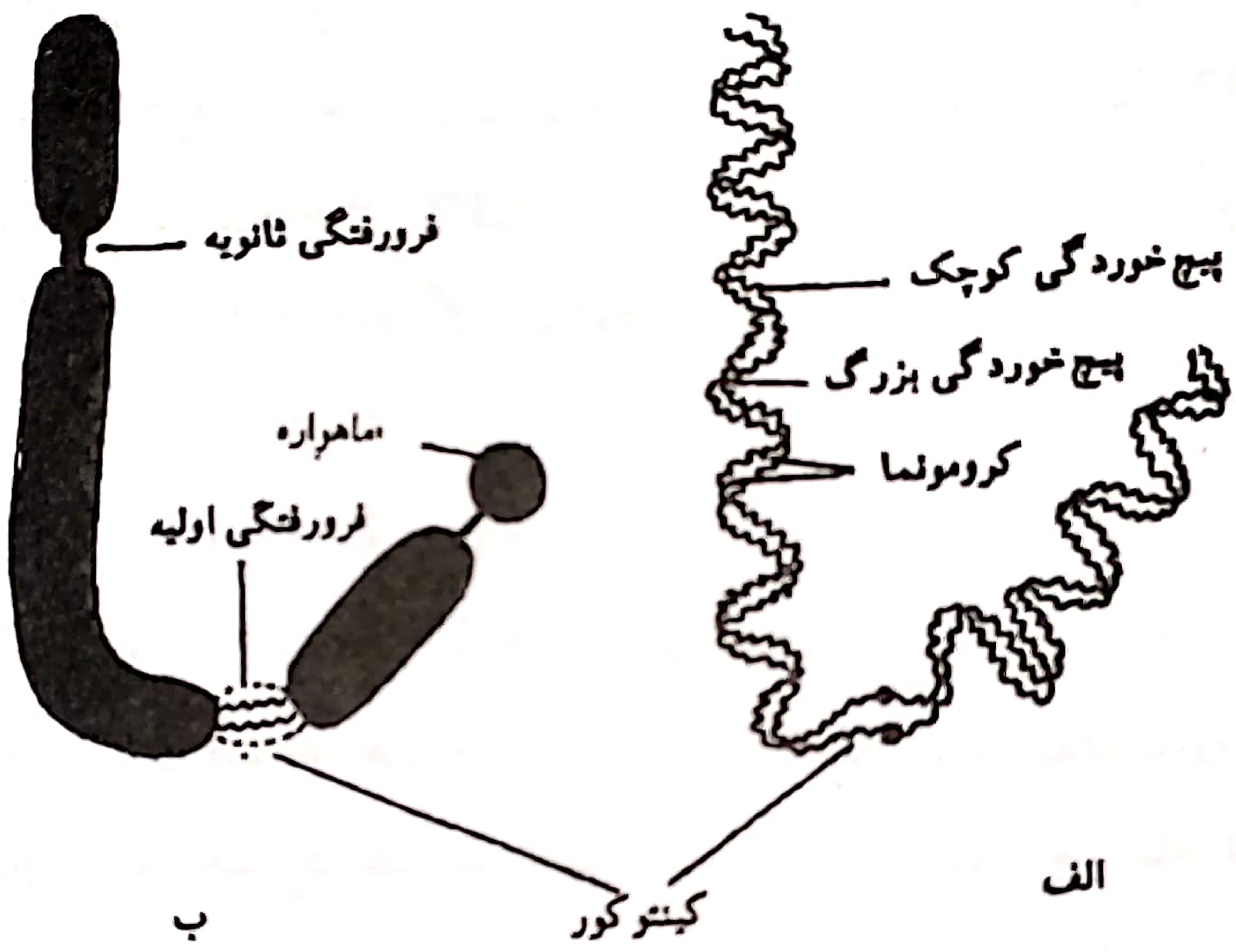
نوع سوم، کروموزوم‌های غول‌پیکر[10]‌اند که بندرت مشاهده شده‌اند.

چون اتوزوم‌ها معمولی‌ترین کروموزوم‌ها هستند، لذا ساختار ریختی آنها شرح داده می‌شود. هر کروموزوم از درازا به دو کروماتید شکافته می‌شود. هر کروماتید از یک کرومونما[11]ی پیچیده تشکیل شده است. کرومونما ممکن است از یک یا چند رشته‌ی نوکلئوپروتئینی. سرشار از DNA و هیستون تشکیل شده باشد. در بسیاری موارد، کرومونما به‌وسیله‌ی کروماتین محصور می‌شود. دو رشته‌ی کروماتید در نقطه‌ای به‌نام سانترومر به یکدیگر متصل‌اند (شکل ۹ـ۱۰، ب). سانترومر در حقیقت نقطه‌ی اتصال کروموزوم چهار رشته‌ای است که هر رشته از تعدادی کرومونما تشکیل شده است.

---

1. metacentric
2. submetacentric
3. acrocentric
4. telocentric
5. polycentric
6. Darlington
7. White
8. autosomes
9. sex chromosomes
10. supernumerary
11. chromonema

هنگامی که کروموزوم با روش فولگن رنگ‌آمیزی می‌شود، بعضی از نواحی آن بیشتر رنگ می‌گیرند، این نواحی را هتروکروماتین گویند که نواحی مجتمعی به‌نام کروموم[۱] را تشکیل می‌دهند. ناحیه‌ی بی‌رنگ کروموزوم را یوکروماتین گویند. با رنگ‌آمیزی کروموزوم می‌توان تعدادی از بندهای تیره را روی آن تشخیص داد. این نواحی را که کرومومر گویند به‌صورت بندهای تیره‌رنگی می‌توان در کروموزوم‌های غده‌ی بزاقی مگس سرکه مشاهده کرد. برخی از پژوهشگران این نواحی را نتیجه‌ی کلاف شدن کرومونما می‌دانند.



شکل ۹-۱۰. طرح یک کروموزوم ساب متاسانتریک: الف) ساختار درونی، در این طرح دوکرومونما و پیچ‌خوردگی‌های بزرگ و کوچک نشان داده شده است.

سانترومر بخش مجزایی از ساختار کروموزوم را تشکیل می‌دهد که به‌صورت ناحیه‌ی فرورفته شناخته شده است، یعنی جایی که رشته‌های دوک در طی مرحله‌ی متافاز به آن می‌چسبند. این ناحیه در حقیقت فرورفتگی است که می‌تواند در هر نقطه‌ای از طول کروموزوم قرار گیرد. محل استقرار سانترومر هنگام تقسیم کروموزوم به ۲ بازو از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (شکل ۹-۱۰).

ساختار دیگری به‌نام کینتوکور[۲] وجود دارد که با کروماتین سانترومری همراه

---

1. chromomere
2. Kinetochore

است. کینتوکور طبیعت پروتئینی دارد و ریزلوله‌های فراوانی به آن چسبیده‌اند. عقیده بر این است که این جسم مرکز تجمع ریزلوله‌هاست.

علاوه بر فرورفتگی اولیه، فرورفتگی دیگری به‌نام فرورفتگی ثانویه روی کروموزوم وجود دارد (شکل ۹-۱۰) این فرورفتگی با فرورفتگی اولیه قابل قیاس نیست، زیرا به‌طور متفاوت رنگ می‌گیرد. سانترومر حقیقی رنگ‌پذیر نیست و در تشکیل دوک شرکت می‌کند، درحالی‌که فرورفتگی ثانویه در جای ثابتی وجود دارد و محل‌های شکستگی و پیوند مجدد مواد کروماتینی را نشان می‌دهد.

نوک کروموزوم را تلومر[1] گویند و این نام را مولر[2] در سال ۱۹۳۸، به آن داده است. تلومر (انتهای کروموزوم از یک مولکول DNAی خطی تشکیل شده است. اگر کروموزوم‌ها در معرض پرتوهای X قرار گیرند. شکسته می‌شوند و سپس انتهای آنها بدون تلومر یا با قطعات شکسته‌ی کروموزومی به یکدیگر می‌چسبند. تلومرهای انتهای غیرقابل چسبیدن‌اند.

فرورفتگی‌های ثانویه‌ی معینی وجود دارند که محتوی ژن‌هایی برای به رمز درآوردن RNAی ریبوزومی ۲۸ s و ۱۸ s (مسئول تشکیل هستک) هستند. این فرورفتگی‌ها را سازمان‌دهنده‌ی هستکی گویند که حداقل روی یک بازوی کروموزوم معینی وجود دارند. ساختار دیگر شناخته شده در کروموزوم، ماهواره[3] است که به‌وسیله‌ی یک فرورفتگی از کروموزوم جدا می‌شود.

تعداد کروموزوم در یک ناحیه‌ی بدنی ثابت است و به‌صورت ۲ n (دیپلوئید) بیان شده است. در بعضی گیاهان و گامت‌های تولید شده به‌وسیله‌ی جانوران، تعداد کروموزوم‌ها به نصف یا n کاهش می‌یابد که در این صورت یاخته‌های حاوی آنها را هاپلوئید یا n کروموزومی می‌نامند.

کروموزوم‌های جنسی

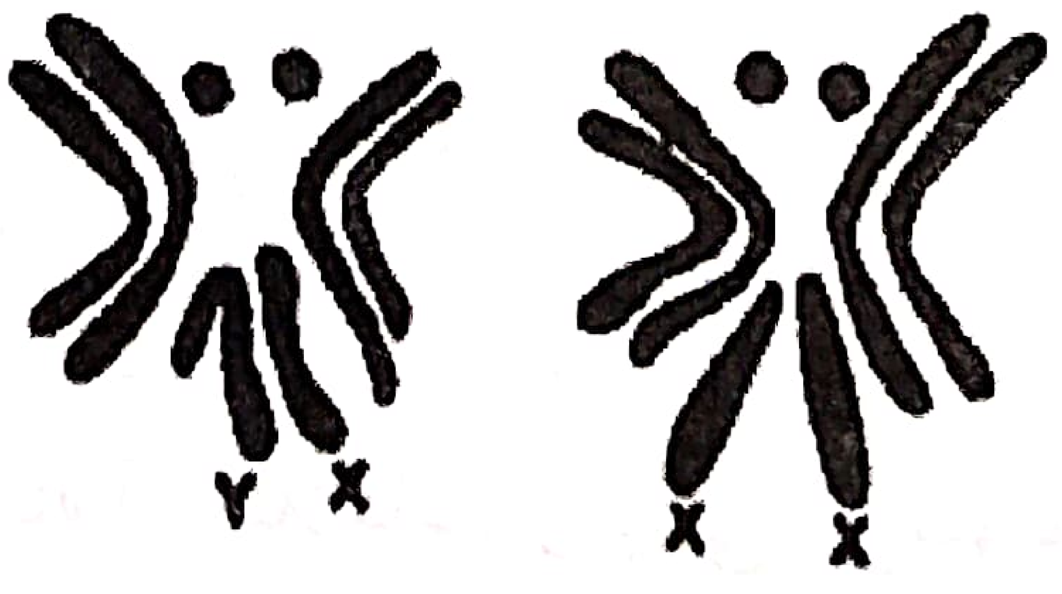
در بیشتر گیاهان و جانوران که جنس‌های نر و ماده از هم جدا هستند، نوعی مکانیسم تعیین جنسیت وجود دارد که جنس موجود را مشخص می‌کند. کروموزوم‌هایی که در

---

1. telomeres
2. Muller
3. satellite

تعیین جنسیت دخالت دارند کروموزوم‌های جنسی نامیده می‌شوند. مک‌کلانگ[1]، در سال ۱۹۰۲، کروموزوم عجیبی را در یاخته‌های دیپلوئید ملخ نر مشاهده کرد. در این یاخته‌ها، علاوه بر ۱۱ جفت کروموزوم، یک کروموزوم کوچک اضافی وجود داشت. این کروموزوم را کروموزوم X یا مجهول نامید. به دنبال آن، دانشمندان وجود همین کروموزوم را در ملخ‌های ماده گزارش کردند با این تفاوت که این کروموزوم به‌صورت جفت دیده می‌شد. سپس نشان داده شده که در بیشتر گونه‌های نر جانوری، کروموزوم X در تقسیم میوز با کروموزوم‌های دیگری با شکل و اندازه‌ی متفاوت جفت می‌شود. این کروموزوم y نامیده شد.

دو مکانیسم مجزای تعیین جنسیت در جانوران عالی‌تر گزارش شده است که مکانیسم‌های Xy و Xo نامیده می‌شوند. مگس سرکه‌ی «دروزوفیلاملانوگاستر»[2] بهترین نمونه‌ای است که می‌تواند برای توجه مکانیسم X , y مورد توجه قرار گیرد. در یاخته‌های دیپلوئیدی نرها، سه جفت اتوزوم وجود دارد و جفت چهارم از یک کروموزوم X و یک کروموزوم y تشکیل شده است که از لحاظ شکل و اندازه به آسانی قابل تشخیص‌اند (شکل ۹-۱۱). در مگس ماده، علاوه بر سه جفت اتوزوم، چهارمین جفت که کروموزوم‌های X هستند، دیده می‌شوند. مکانیسم Xo برای تعیین جنسیت در بعضی حشرات مانند ملخ و ساس وجود دارد. یک ملخ ماده‌ی معمولی دارای ۲۴ کروموزوم است که ۲۲ عدد آنها اتوزوم‌ها و ۲ عدد باقی‌مانده کروموزم‌های XX هستند. ملخ نر دارای ۲۳ کروموزوم است که ۲۲ عدد آنها اتوزوم‌ها هستند و کروموزوم باقی‌مانده کروموزوم X است و لذا مکانیسم Xo در آن وجود دارد.

نر  ماده

شکل ۹-۱۱. کروموزوم‌های جنسی مگس سرکه دروزوفیلاملانوگاستر

1. Mc Clung
2. Drosophila melanogaster

خودآزمایی ۹-۴

۱. ژنوم را تعریف کنید.

۲. ژنوم ویروس‌ها DNA است یا RNA؟ تک‌رشته‌ای است یا دو رشته‌ای؟

۳. چه بخشی از کروموزوم به آن شکل می‌دهد و بر این اساس چند نوع کروموزوم شناخته شده‌اند؟ آنها را نام ببرید.

۴. کروموزوم‌های متاسانتریک و پلی‌سانتریک را با هم مقایسه کنید.

۵. کروموزوم در هسته‌ی انترفازی به چه اشکالی دیده می‌شود؟ چگونه این اشکال را می‌توان از هم تشخیص داد؟

۶. چرا کروموزوم ساختار چهار رشته‌ای دارد؟ در این باره توضیح دهید.

۷. کرومومر و کینتوکور چه اجسامی هستند؟ آنها را شرح دهید.

۸. بندهایی که بعد از رنگ‌آمیزی روی کروموزوم‌ها مشاهده می‌شوند معرف کدام بخش از ساختار کروموزوم هستند؟

کروموزوم‌های اضافی

در بسیاری از گونه‌های جانوری و گیاهی، تعدادی کروموزوم‌های اضافی یافت می‌شوند که به سازمان ژنتیکی تعلق ندارند و در مکانیسم وراثتی شرکت نمی‌کنند. از آنجا که این کروموزوم‌ها در زندگی موجود زنده اهمیتی ندارند، لذا به‌عنوان کروموزوم‌های اضافی شناخته شده‌اند. تعداد آنها ممکن است در گونه‌های مختلف تغییر کند. پژوهشگران بر این باورند که این کروموزوم‌ها حاوی هتروکروماتین هستند که از نظر ژنتیکی غیرفعال است.

ترکیب کروموزوم

چون کروموزوم‌ها باعث انتقال اطلاعات ژنتیکی می‌شوند، لذا دانستن ترکیبات شیمیایی آن لازم است. بدین‌سان، اساس مولکولی مکانیسم وراثتی درک می‌شود. امروزه روش‌های یاخته‌شناسی و ابزارهای جدید برای جداسازی ماده‌ی هسته‌ای جهت تجزیه‌ی شیمیایی در دسترس هستند. رنگ‌آمیزی به روش فولگن، نوعی رنگ‌آمیزی یاخته‌شناسی متداول است که برای نشان دادن DNA در یاخته به‌کار می‌رود. گواه

ذخیره‌کننده‌ای وجود دارد که ثابت می‌کند واحدهای وراثتی به‌نام ژن، از DNA تشکیل شده‌اند. به‌علاوه، هسته نیز حاوی اسید ریبونوکلئیک، چربی‌ها، پروتئین‌های بازی و به‌نام هیستون‌ها، پروتئین‌های پیچیده، از جمله آنزیم‌ها، بعضی ترکیبات آلی فسفری و نمک‌های کانی است. DNA به مقدار فراوان در هسته وجود دارد، درحالی‌که پروتئین‌ها و RNA بیشتر در سیتوپلاسم دیده می‌شوند.

اندازه‌گیری کمّی نشان می‌دهد که مقدار DNA در همه‌ی یاخته‌های یک بافت ثابت است و ارتباط معینی بین مقدار DNA و تعداد جفت کروموزوم‌ها وجود دارد. مقدار DNA در هسته برای همه یاخته‌های بدنی[1] یک جانور خاص یکسان است، و این مقدار دوبرابر مقداری است که در یاخته‌های جنسی آن‌گونه وجود دارد و درست‌تر است که بگوییم مقدار DNA در یاخته‌ی هاپلوئید نصف مقدار موجود در یاخته‌ی دیپلوئیدی همان‌گونه است. غلظت DNA در هر یاخته و در هر شرایطی ثابت است. مهم‌ترین سیمای DNA این است که از نظر سوخت و سازی پایدار است. این امر با تزریق فسفر نشاندار نشان داده شده است؛ در این روند رادیواکتیویته در همه‌ی ترکیبات فسفردار دیده شده ولی نشانه‌ای در DNA نبوده است. بنابراین DNA یک مولکول بسیار پایدار است و هنگامی که DNAی کروموزوم ساخته می‌شود، نمی‌شکند. اگرچه این امر گویای آن نیست که DNA از نظر فیزیولوژیکی غیرفعال است. در حال حاضر، می‌دانیم که DNA در رویدادهای یاخته‌ای شرکت می‌کند، لذا پایداری مولکول طرح مولکولی آن را که نسبتاً ثابت است مشخص می‌سازد.

انواع استثنایی کروموزوم

کروموزوم یوکاریوتی، مولکولی با طول شگفت‌انگیز و همچنین از نظر ریختی و توانایی ژنتیکی متغیر است. در این بخش، بعضی اشکال استثنایی کروموزوم‌ها، ساختار و نقش آنها بررسی خواهد شد.

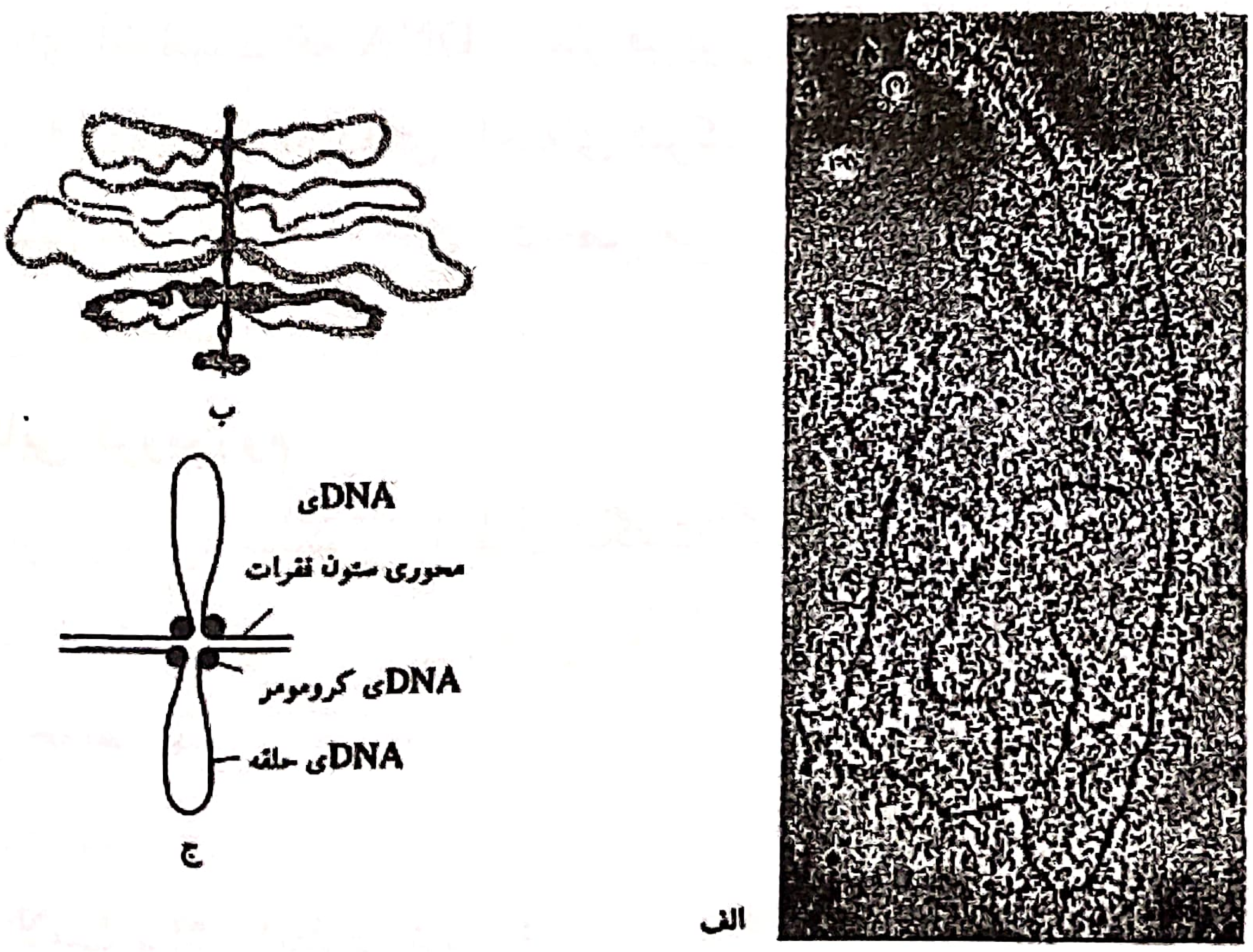
کروموزوم لامپ براش (بطری شوی)

«کروموزوم‌های لامپ براش»[2] در اوئوسیت بسیاری از انواع جانوران مانند ماهی‌ها،

1. somatic
2. Lampbrush chromosome

پرندگان، خزندگان، دوزیستان و بعضی مهره‌دارانی که مقدار زیادی RNA تولید می‌کنند و حجم سیتوپلاسم خزندگان، دوزیستان و بعضی مهره‌دارانی که مقدار زیادی RNA تولید می‌کنند و حجم سیتوپلاسم و هسته آنها افزایش می‌یابد، دیده می‌شوند (شکل ۹-۱۲). این کروموزوم‌ها در مهره‌داران با ظاهر کرکی مشخص شده‌اند و در بعضی حالات بسیار بزرگ‌اند. اندازه‌ی یک کروموزوم جدا شده ممکن است ۱۰۰۰ میکرومتر باشد که از یک ردیف دانه‌های متراکم یا کرومومر تشکیل می‌شود. کرومومرها به‌وسیله‌ی یک رشته‌ی محوری بسیار نازک به یکدیگر متصل‌اند. این کروموزوم حلقه‌های جانبی دارد که از گسترش کرومومر حاصل شده‌اند. کروموزوم لامپ براش بسیار قابل ارتجاع است، لذا می‌تواند در حدود ۲/۵ برابر طول اصلی خود اتساع یابد.

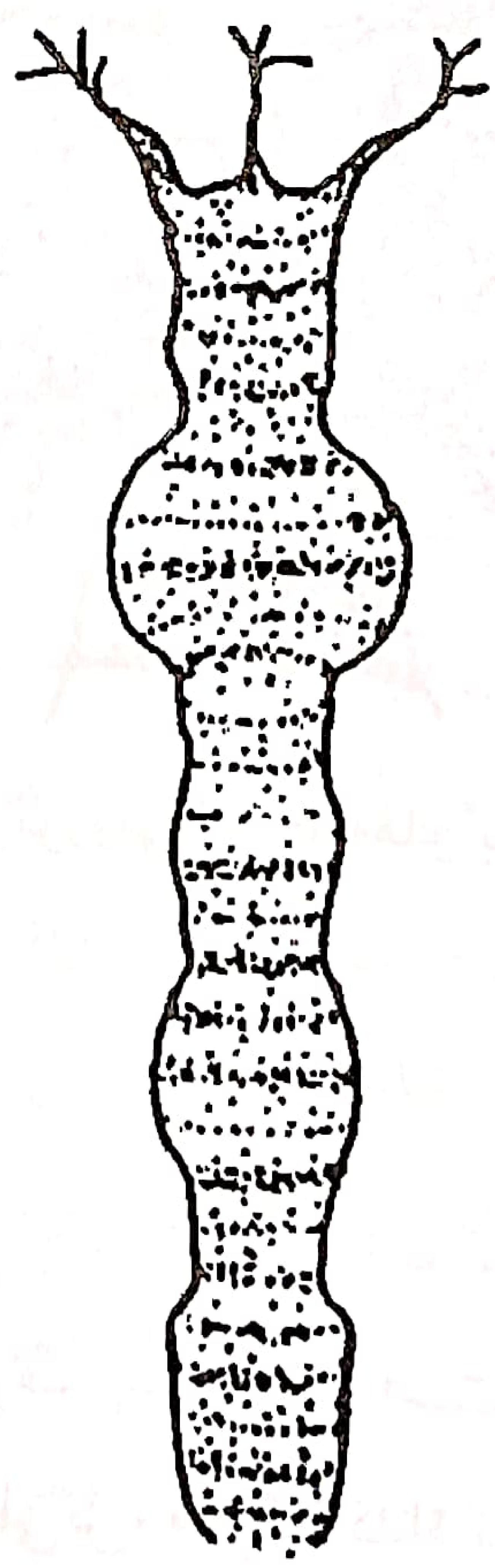
ساختار کروموزوم لامپ براش در شکل ۹-۱۲ نشان داده شده است. این کروموزوم از بخش‌های متفاوت محتوی دانه‌های بسیار متراکم و حلقه‌های جانبی کم‌تراکم تشکیل شده است. کروموزوم‌ها همان نواحی بسیار متراکم‌اند. حلقه‌ها به‌صورت جفتی یا چند جفتی هستند و از هر کرومومر در دو طرف آن گسترش یافته‌اند. در حدود ٪۵۰ DNA در حلقه‌ها و بقیه در کرومومرها کلاف شده‌اند. حلقه‌ها نواحی گسترش یافته‌ای از رشته‌ی کروموزوم هستند و در فعالیت نسخه‌برداری شرکت دارند.



شکل ۹-۱۲. الف) فتومیکروگراف از کروموزوم لامپ براش. صدها حلقه از محور کروموزوم بیرون آمده است. ب) طرح بخشی از کروموزم لامپ براش، ج) آرایش DNA در ناحیه‌ای از حلقه‌ی لامپ براش.

کروموزوم پلی‌تن

کروموزوم‌های پلی‌تن[1]، همان کروموزوم‌های غول‌پیکر معمولی در غده‌های بزاقی لاروهای خاصی از دوبالان هستند. این کروموزوم‌ها، نوع تخصص یافته‌ی کروموزوم‌های انترفازند که در اوایل رشد لاروها و پس از تقسیم میتوزی به‌وجود می‌آیند. در این حالت، با آنکه میتوز متوقف می‌شود، ولی DNA به همانندسازی خود ادامه می‌دهد و این امر به تشکیل کروموزوم غول‌پیکر می‌انجامد. نواحی هتروکروماتینی همیشه به‌وضوح دیده می‌شوند، و در دروزوفیلاملانوگاستر به‌صورت کروموسنتز دراز شکل می‌گیرند. در دروزفیلا، هستک بزرگی متصل به کروموسنتز معمولی دیده شده است و در محل سازمان‌دهنده هستکی تجمع ماده‌ی بی‌رنگ متصل به کروموزوم یا در میان کروموزوم وجود دارد. تعداد زیادی بندهای تیره‌رنگ با عرض‌های متفاوت مشاهده می‌گردند که به‌وسیله‌ی نواحی روشن از یکدیگر جدا می‌شوند. بندهای تاریک کرومومرها هستند که در آنها DNA بسیار کلاف پیچ شده است (شکل ۹-۱۳).

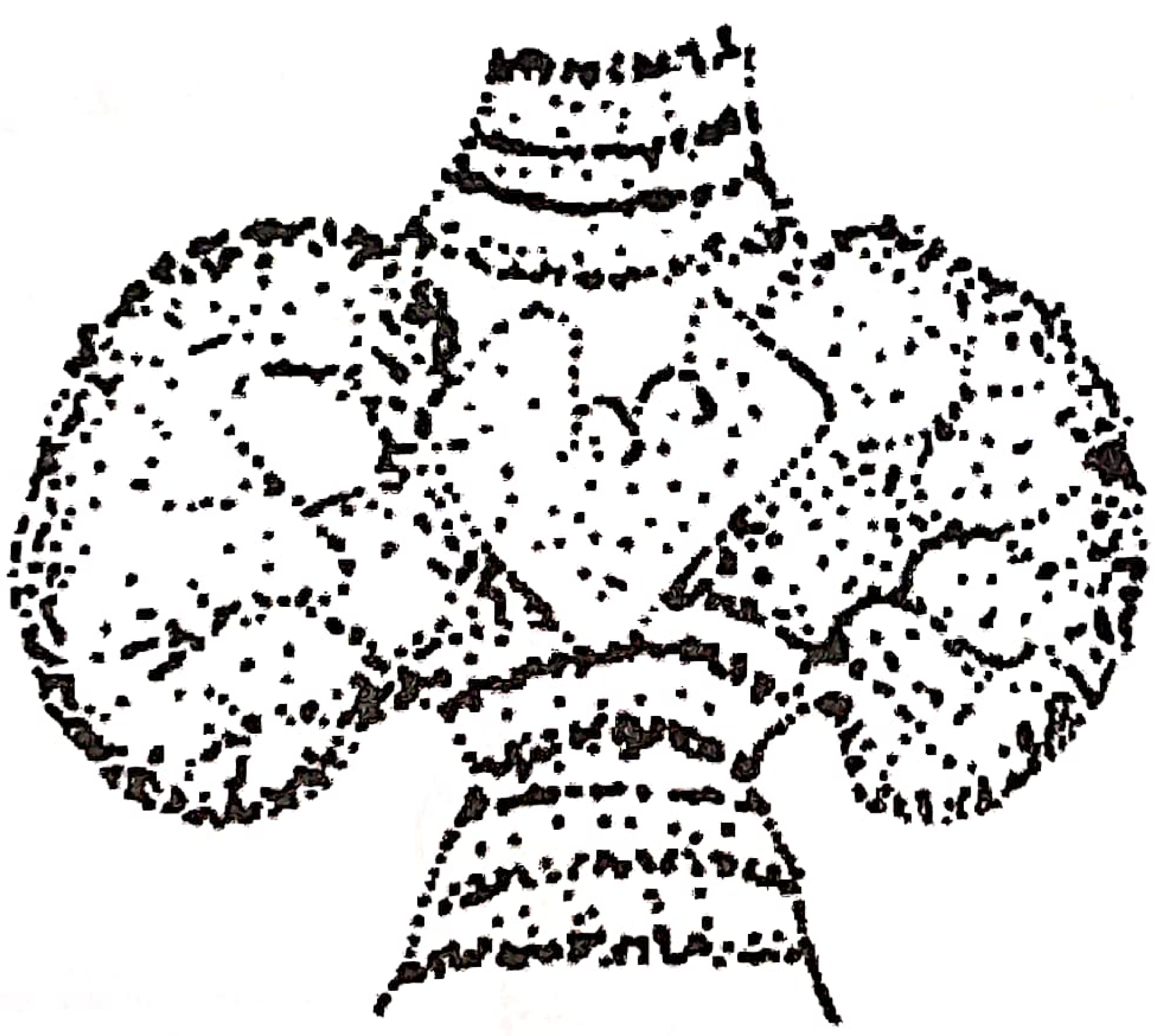


شکل ۹-۱۳. کروموزوم پلی‌تن

1. Polytene chromosome

تا چندی قبل عقیده بر این بود که هر بند نمایانگر یک ژن منفرد و حاوی DNAی فراوان است. تجزیه نشان داده است که هر بند به‌طور متوسط متشکل از ۳۰۰۰۰ جفت باز است لذا هر بند ممکن است یک پلی‌ژن بوده و ژن ویژه‌ای چندین‌بار تکرار شده باشد.

در نواحی یوکروماتینی کروموزوم‌های غول‌پیکر، تورم‌های محلی ایجاد می‌شوند که با آزاد کردن مواد همراه‌اند. این نواحی را پاف[1] گویند (شکل ۹-۱۴) که ممکن است با حالت یاخته تغییر کنند. پاف‌های بزرگ و فعال، «حلقه‌های بالبیانی»[2] نامیده می‌شوند. تورم مربوط به تجلی ژن است و طرح تورم‌ها ممکن است متغیر باشد. این نواحی (پاف‌ها) محل تشکیل RNAی پیک با واحدهای تجلی ژن هستند. پاف‌ها همچنین نواحی پیچیده نشده‌ی کروموزم‌هایی را نشان می‌دهند که نسخه‌برداری فعال در آنها رخ می‌دهد.



شکل ۹-۱۴. پاف کروموزومی که حلقه‌های بالبیانی را نشان می‌دهد.

خودآزمایی ۹-۵

۱. منظور از کروموزوم‌های اضافی چیست؟ آن را توضیح دهید.

۲. رنگ‌آمیزی به روش فولگن معرف چه ماده‌ای است؟

۳. بندهای موجود در کروموزوم پلی‌تن، معرف کدام بخش از کروموزوم است؟

۴. پاف در کدامیک از انواع کروموزوم‌ها دیده می‌شود؟ ساختار آن را شرح دهید.

---

1. puff
2. Balbiani rings

۵. حلقه‌ی بالبیانی را تعریف کنید.

۶. پاف و حلقه‌ی بالبیانی چه ساختارهایی هستند و نقش آنها چیست؟

خلاصه‌ی مطالب گفتار نهم

هسته در همه‌ی یاخته‌های یوکاریوت، به‌جز گویچه‌های سرخ خون پستانداران، وجود دارد. در پروکاریوت‌ها، به جای هسته، شکل ابتدایی آن به‌نام نوکلئوتید یا گونوفور دیده می‌شود. هسته دو نقش اساسی دارد: ۱. منبع اطلاعات ژنتیکی است، ۲. همه‌ی فعالیت‌های بیوسنتزی یاخته را رهبری می‌کند. شکل و محل استقرار هسته در انواع یاخته‌ها در زمان‌های متفاوت متغیر است.

هسته از غشا، شیره‌ی هسته، کروماتین و هستک‌ها تشکیل شده است. غشای هسته ساختاری دو لایه دارد که به‌وسیله‌ی فضای پیش‌هسته‌ای از یکدیگر جدا شده‌اند. غشای هسته حاوی منافذی است که از الحاق دو لایه‌ی غشا به‌وجود آمده‌اند و به‌صورت مجراهای حقیقی عمل می‌کنند. این منافذ از ماده‌ی پروتئینی حلقوی دانه‌دار به‌نام انولی احاطه شده‌اند. در زیر غشای درونی هسته لایه‌ای به‌نام شانه‌ی عسل قرار دارد که با حلقه‌های کروماتین روی سطح درونی، به‌طور هم مرز قرار گرفته است.

با وجودی که غشای هسته دارای تراوایی انتخابی است، ولی به‌عنوان یک سد انتشاری در مقابل یون‌ها عمل می‌کند و این امر به علت خاصیت الکتروشیمیایی غشاست. هسته حاوی پروتئین‌های بی‌شماری است که معمولاً در سیتوپلاسم ساخته می‌شوند و از آنجا به هسته منتقل می‌گردند. در ژل هسته‌ای یا شیره‌ی هسته، پدیده‌هایی چون همانندسازی DNA، نسخه‌برداری و انتقال مواد صورت می‌گیرد.

هستک از دو بخش تشکیل شده است، بخش مرکزی متشکل از ماده‌ی متجانس و بخش محاط بر بخش مرکزی که رشته‌ای و دانه‌دار است. این اندامک سه نقش دارد: ۱. نسخه‌برداری از ژن‌هایی که برای ساختن RNAی ریبوزومی به‌کار می‌روند، ۲. سلسله روندهای مربوط به مولکول پیش‌ریبوزومی، ۳. جمع‌آوری اجزاء ریبوزومی. ناحیه‌ی سازمان‌دهنده‌ی هستکی در فرورفتگی ثانویه‌ی یک یا چند کروموزوم وجود دارد و مسئول تشکیل هستک است. در حقیقت هستک‌ها مناطق کروموزومی هستند

که در آنها سنتز RNAی ریبوزومی به‌طور فعال صورت می‌گیرد.

کروماتین ماده‌ی غلیظ محتوی DNA ، RNA و پروتئین است که در مرحله‌ی انترفاز به دو صورت هتروکروماتین و یوکروماتین دیده می‌شود. سه سطح تشکیلاتی در کروماتین مشاهده شده است. براساس فرضیه‌ی «یونی نم» در هر کروماتید یک مارپیچ DNA وجود دارد.

هیستون‌ها بیشتر پروتئین‌های بازی هستند که به پنج گروه H_1 ، H_4 ، H_3 ، H_2B و H_2A تقسیم شده‌اند و همراه با DNA در هسته‌ی یاخته متجمع شده و کروماتین را تشکیل می‌دهند. نوکلئوزوم واحد تکرار شونده‌ی کروماتین است متشکل از ۲۰۰ جفت باز DNA که به دور یک هیستون هشت‌تایی (دو تا از هر یک از هیستون‌ها، به‌جز H_1) پیچیده‌اند. نواحی هتروکروماتینی در مرحله‌ی انترفاز و اوایل پروفاز متراکم شده و کروموسنترزها را تشکیل می‌دهند.

ماده‌ی ژنتیکی را ژنوم گویند. ژنوم ویروس‌ها به‌صورت DNA یا RNA؛ تک‌رشته‌ای یا دو رشته‌ای وجود دارند. DNAی پروکاریوت‌ها، در مقایسه با ویروس‌ها، بسیار عظیم‌الجثه است. در اشریشیاکولی، کروموزوم حلقوی و به‌صورت DNAی دورشته‌ای مارپیچی است. علاوه بر کروموزوم منفرد در اشریشیاکولی و باکتری‌های مشابه آن، DNAهای حلقوی دورشته‌ای به‌نام پلاسمید و اپی‌زوم وجود دارند که به‌طور مستقل همانندسازی می‌کنند. تفاوت اساسی بین پلاسمید و اپی‌زوم این است که پلاسمید می‌تواند مستقلاً در میزبان همانندسازی کند، درحالی‌که اپی‌زوم در ابتدا باید کروموزوم‌های میزبان یکی شود و سپس همزمان با آن به همانندسازی بپردازد.

سازمان‌یابی و شکل‌گیری کروموزوم‌ها سیمای ویژه‌ای از یوکاریوت‌هاست که در آن DNA با پروتئین همراه است. هنگام تقسیم یاخته‌ی یوکاریوت‌ها، کروموزوم‌ها به‌صورت میله‌های فشرده برای حرکت سریع متراکم می‌شوند و سپس از هم‌باز می‌گردند، به این ترتیب اطلاعات موجود در کروموزوم‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرند.

براساس محل قرار گرفتن سانترومر در کروموزوم، انواع متاسانتریک، ساب‌سانتریک، اکروسانتریک و تلوسانتریک تشخیص داده می‌شود. کینتوکور طبیعت پروتئینی دارد و با کروماتین سانترومری همراه است. نوک کروموزوم را تلومر گویند که

از یک مولکول DNAی خطی تشکیل شده است.

کروموزوم‌های اضافی دسته‌ای از کروموزوم‌ها هستند که به سازمان ژنتیکی تعلق ندارند و در مکانیسم وراثتی شرکت نمی‌کنند.

کروموزوم‌های لامپ براش و پلی‌تن از کروموزوم‌های استثنایی هستند. در کروموزوم‌های پلی‌تن، هر بند ممکن است یک پلی‌ژن باشد. تورم‌های محلی در این کروموزوم‌ها را که مربوط به تجلی ژن است. پاف گویند پاف‌های بزرگ و فعال، حلقه‌های بالبیانی نامیده می‌شوند.

خودآزمایی کلی گفتار نهم

۱. ساختار غشای هسته را به‌طور کامل شرح دهید.

۲. چرا هستک با ناحیه‌ی هتروکروماتین ارتباط دارد؟

۳. DNAی ریبوزومی را از نظر نقش با RNAی ریبوزومی مقایسه کنید و محل استقرار آنها را به‌طور کامل مشخص سازید.

۴. سه سطح تشکیلاتی کروماتین را تعریف کنید.

۵. ژنوم ویروس‌ها را با کروموزوم پروکاریوت‌ها مقایسه کنید.

۶. پلاسمید و اپی‌زوم را با یکدیگر مقایسه کنید.

۷. ژنوم پروکاریوت‌ها را با کروموزوم‌های یوکاریوت‌ها مقایسه کنید.

۸. اصطلاحات زیر را تعریف کنید:

کرومونما، کرومومر، کروموسنتز، سانترومر، کینتوکور، تلومر.

۹. ساختار کامل یک کروموزوم را رسم کرده و توضیح دهید.

۱۰. چه رابطه‌ای بین پاف و حلقه‌ی بالبیانی وجود دارد؟

گفتار دهم

همانندسازی DNA، پروتئین‌سازی

پیشگفتار

هسته جایگاه ژنوم یا گنجینه‌ی وراثتی یاخته است. ترکیب اصلی این گنجینه که در مراحل مختلف زندگی یاخته به‌صورت شبکه‌ی کروماتینی و یا کروموزوم دیده می‌شود، همان DNA است. چون ویژگی‌های همه موجودات زنده به‌وسیله ژن‌ها، و به‌عبارت دیگر DNA، تعیین می‌شود. لذا یاخته‌های دختر حاصل از تقسیم یاخته‌ی والد باید عین ژن‌های یاخته‌ی والد را به ارث ببرند. در غیراین صورت ویژگی‌های یاخته‌ی والد در نسل‌های بعد دیده نمی‌شود. بدین منظور ژن‌های اولیه باید مضاعف شوند و یک نسخه از آنها به هر یک از یاخته‌های دختر انتقال یابد. این روند را همانندسازی DNA گویند.

در پروکاریوت‌ها، در محل ویژه‌ای از کروموزوم بنام خاستگاه همانندسازی، ۲۲ آنزیم متفاوت فعالیت می‌کنند و ساختن رشته‌ی مکمل DNA را آغاز می‌نمایند. پس از آنکه این آنزیم‌ها، همانندسازی را دور تا دور DNAی حلقوی انجام دادند، دو نسخه از ژنوم تولید می‌شود که پهلو به پهلو به غشای درونی یاخته متصل می‌شوند.

DNA دارای دو نقش مهم همانندسازی و پروتئین‌سازی است. DNA مولکول دربرگیرنده‌ی دستورالعمل‌های به رمز درآمده به‌صورت شیمیایی است. ژن‌های مختلف یاخته حامل دستورالعمل‌هایی برای پروتئین‌سازی هستند و یاخته فقط قادر به ساختن پروتئین‌هایی است که این دستورالعمل‌های ژنتیکی تقریر می‌کنند.

در این گفتار، ابتدا الگوی همانندسازی DNA را شرح می‌دهیم و آنزیم‌هایی را

که در این مکانیسم شرکت دارند معرفی و نقش آنها را بیان می‌کنیم. سپس روند سنتز پروتئین را در سه مرحله توضیح می‌دهیم.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از: آشنایی با دو نقش اساسی DNA، همانندسازی و پروتئین‌سازی.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید، یعنی بتوانید:

۱. اهمیت پدیده‌های همانندسازی و سنتز پروتئین را که از نقش‌های هسته‌اند بیان کنید.

۲. نقش هر یک از آنزیم‌های شرکت‌کننده در فرایند همانندسازی را توضیح دهید.

۳. مشخصات سه الگوی حفاظتی، پراکنده و نیمه حفاظتی در همانندسازی DNA را با یکدیگر مقایسه کنید.

۴. چگونگی آغاز، ادامه و پایان یافتن پدیده‌ی همانندسازی یک جهتی و دوجهتی و مشارکت آنزیم‌های مربوطه در آنها را توضیح دهید.

۵. چگونگی همانندسازی DNA در پروکاریوت‌ها (اشریشیاکولی) و یوکاریوت‌ها را شرح دهید و ویژگی‌های این دو را با یکدیگر مقایسه کنید.

۶. ترکیبات شرکت‌کننده در فرایند سنتز پروتئین‌ها را نام ببرید و نقش DNA را در این فرایند توضیح دهید.

۷. ساختار و نقش سه نوع RNAی ناقل، پیک، و ریبوزومی را شرح دهید.

۸. چگونگی سنتز RNAها را توضیح دهید و تفاوت سنتز آنها را در یاخته‌های پروکاریوت و یوکاریوت بیان کنید.

۹. چگونگی سه مرحله‌ی مختلف سنتز پروتئین (آغاز سنتز، دراز شدن زنجیره، پایان زنجیره) و نقش آنزیم‌ها tRNA ها و ریبوزوم‌ها را در این مراحل شرح دهید.

۱۰. واژه‌ها و اصطلاحات زیر را تعریف کنید و آنها را در توضیح پدیده‌های همانندسازی DNA و سنتز پروتئین‌ها به‌درستی به‌کار برید:

رپلیکون، اگزونوکلئاز، قطعات آکازاکی، رشته‌ی هدایت شده، رشته‌ی تأخیر، نسخه‌برداری، عامل سیگما، پروموتور، باز اصلی، باز متغیر،کدون، آنتی‌کدون، موضع P، موضع A، کدون‌های آغازکننده، عوامل آغازکننده، عوامل آزادکننده.

۱. همانندسازی DNA

DNA نوعی توالی پلی‌نوکلئوتیدی است که از دو رشته‌ی موازی و ناهمسو تشکیل شده است. (البته موارد استثنایی وجود دارند. به‌عنوان مثال، DNA در ویروس‌ها تک‌رشته‌ای است (ماده‌ی ژنتیکی بعضی از ویروس‌های گیاهی و جانوری را RNAی تک‌رشته‌ای تشکیل می‌دهد). DNA تنها مولکولی است که توانایی همانندسازی[1] خود را دارد.

بقای تولیدمثلی یک یاخته براساس یک دسته فرامین موجود در آن یاخته صورت می‌گیرد. برای تقسیم شدن یاخته‌ی اطلاعات موجود در آن همانندسازی می‌شوند. ماده‌ی ژنتیکی در کروموزوم‌ها قرار دارد. کروموزوم‌ها مجموعه‌ای از ژن‌ها هستند که به‌طور خطی آرایش یافته‌اند. کروموزوم‌های بسیاری از ویروس‌ها، باکتری‌ها، میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها حلقوی هستند، یعنی دو انتهای هر رشته‌ی یک زنجیر به یکدیگر پیوسته است. اما آرایش خطی ژن‌ها هنوز حفظ شده است. از آنجا که کروموزوم پروکاریوت‌ها منحصراً از DNA تشکیل شده است، لذا اصطلاح گونوفور یا DNA را برای آنها به‌کار می‌بریم تا از کروموزوم یوکاریوت‌ها قابل تشخیص باشند. کروموزوم یوکاریوت‌ها، علاوه بر DNA، حاوی RNA و هیستون است، اما ماده‌ی اطلاعاتی فقط DNA است. کروموزوم یوکاریوت‌ها همچنین حاوی قطعات غیراطلاعاتی DNA و بعضی قطعات اطلاعاتی DNA در چندین نسخه است.

آنزیم‌های شرکت‌کننده در همانندسازی DNA

DNA چگونه ساخته می‌شود؟ کورنبرگ[2] و همکارانش دو آنزیم را کشف کردند که در همانندسازی DNA شرکت دارند. نخستین آنزیم DNA پلی‌مراز[3] است که اضافه شدن دئوکسی ریبونوکلئوتیدها[4] به انتهای آزاد هیدروکسیل را در انتهای ۳ زنجیر پلی‌نوکلئوتید تسریع می‌کند. این آنزیم دو توانایی منحصربه‌فرد دارد و برای فعالیت به یک قطعه DNA نیازمند است. آنزیم مذکور همچنین به مخلوطی از دئوکسی نوکلئوتید تری‌فسفات (GTP, CTP, TTP, ATP) برای سنتز رشته‌ی جدید نیاز دارد. دومین آنزیم

1. replication
2. Kornberg
3. polymerase
4. deoxyribonucleotides

به‌نام DNA لیگاز[1]، تشکیل پیوندهای فسفودی‌استر بین انتهای ۳َ و انتهای ۵ را تسریع می‌کند، اما باعث دراز شدن قطعه نمی‌شود.

در دهه‌ی گذشته، تعدادی از آنزیم‌های کلیدی کشف شدند که در همانندسازی شرکت می‌کنند. سه نوع آنزیم DNA پلی‌مراز تشخیص داده شده‌اند: الف) DNA پلی‌مراز «۱» که مسئول پرکردن فواصل در DNA و همچنین تعمیر DNA است. این آنزیم برای نشان دادن سنتز DNA در آزمایشگاه به‌کار برده شد تا اضافه شدن نوکلئوتیدهای منفرد را به انتهای ۳َ رشته‌ی DNAی آغازکننده تسریع کند. ب) DNA پلی‌مراز «۲»، که به‌وسیله‌ی کورنبرگ خالص شد، می‌تواند DNA را به‌عنوان الگو به‌کار برد. آنزیم تلخیص شده فعالیت اگزونوکلئاز[2] دارد و مطالعات اخیر نشان داده‌اند که این آنزیم، علاوه بر الگو، به یک رشته‌ی آغازکننده نیاز دارد. مطالعات بیشتر سبب شناخت آنزیم دیگری به‌نام DNA پلی‌مراز «۳» شده‌اند. این آنزیم، که بیشتر مسئول همانندسازی DNA است نیز به‌وسیله‌ی کورنبرگ و همکارانش تلخیص شده است.

آنزیم‌های DNA لیگاز، آنزیم‌های کلیدی دیگری هستند که سنتز پیوندهای فسفودی‌استری را برای اتصال انتهاهای شکسته‌ی دو زنجیر DNA تسریع می‌کنند. به‌علاوه آنزیم‌هایی وجود دارند که تاب خوردن و بازشدن رشته‌ها را هنگام همانندسازی سرعت می‌بخشند.

الگوهای همانندسازی DNA

روند همانندسازی شامل نسخه‌برداری صحیح از دو رشته‌ی DNAی والدین است. بدین‌ترتیب که در مقابل هر رشته از DNAی والدین بازهای مکمل قرار می‌گیرند. رشته‌ی نوساخته در قطعات کوتاهی در جهت ۵َ به ۳َ تشکیل می‌شود. نوکلئوتیدها همیشه به انتهای ۳َ اضافه می‌شوند، لذا گروه هیدروکسیل آزاد است و قطعات نوساخته به‌وسیله‌ی آنزیم DNA لیگاز به یکدیگر متصل می‌شوند.

مدل مولکولی پیشنهاد شده به‌وسیله‌ی «واتسون و کریک»[3] تحولی از رشته‌ی زیست‌شناسی مولکولی به‌وجود آورد. منحصربه‌فرد بودن مدل مذکور در این امر نهفته

---

1. ligase

۲. exonuclease: آنزیمی است که انتهای مولکول DNA را قطع می‌کند.

3. Watson and Crick

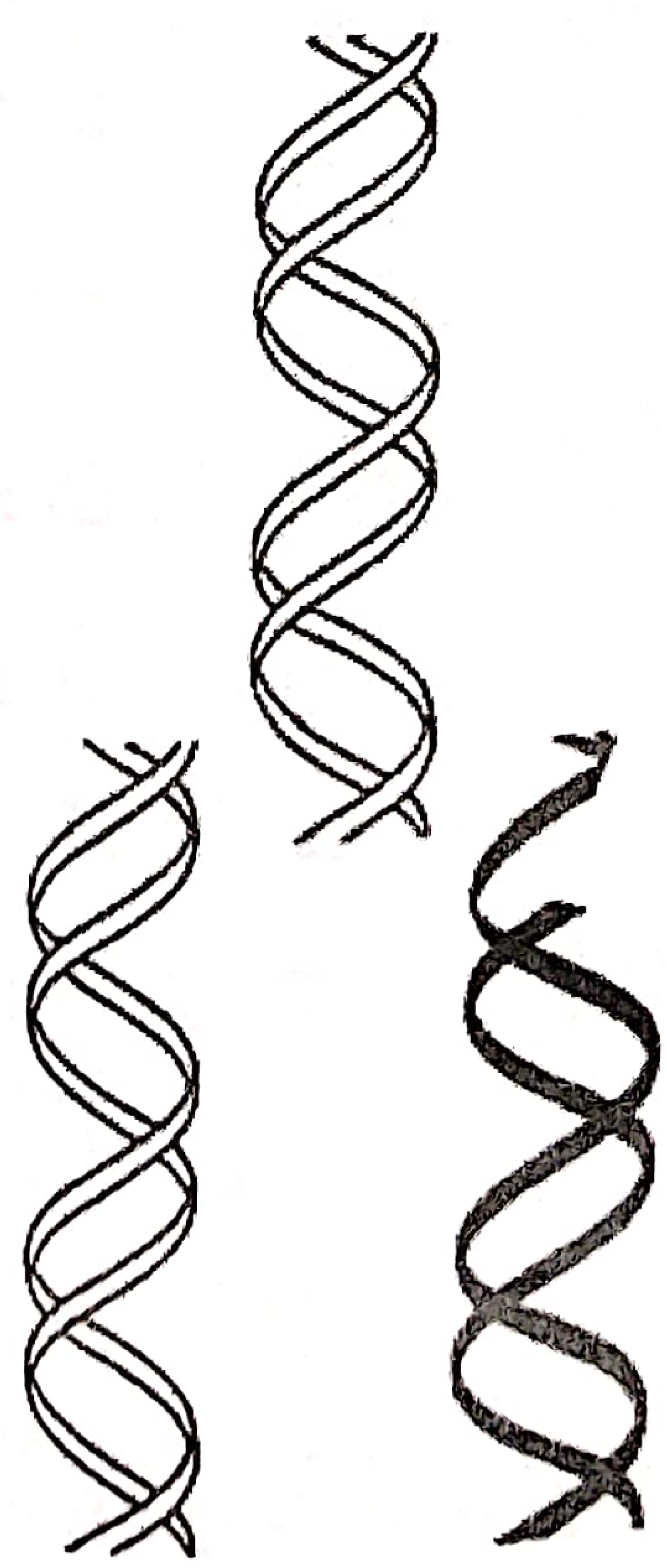
است که این مدل می‌تواند بیانگر رفتار خود همانندسازی DNA باشد. ماکس دلبروک[1] سه الگوی حفاظتی[2]، پراکنده[3] (پاشنده)، و نیم‌حفاظتی[4] را برای همانندسازی DNA پیشنهاد کرده است.

۱. الگوی حفاظتی

در این مدل، نوکلئوتیدها به‌گونه‌ای آرایش می‌یابند که یک DNAی دو رشته‌ای کامل تشکیل می‌شود (شکل ۱۰-۱). بنابراین همانندسازی باعث تشکیل دومارپیچ می‌گردد که یکی از آنها مربوط به والدین و دیگری جدید است.

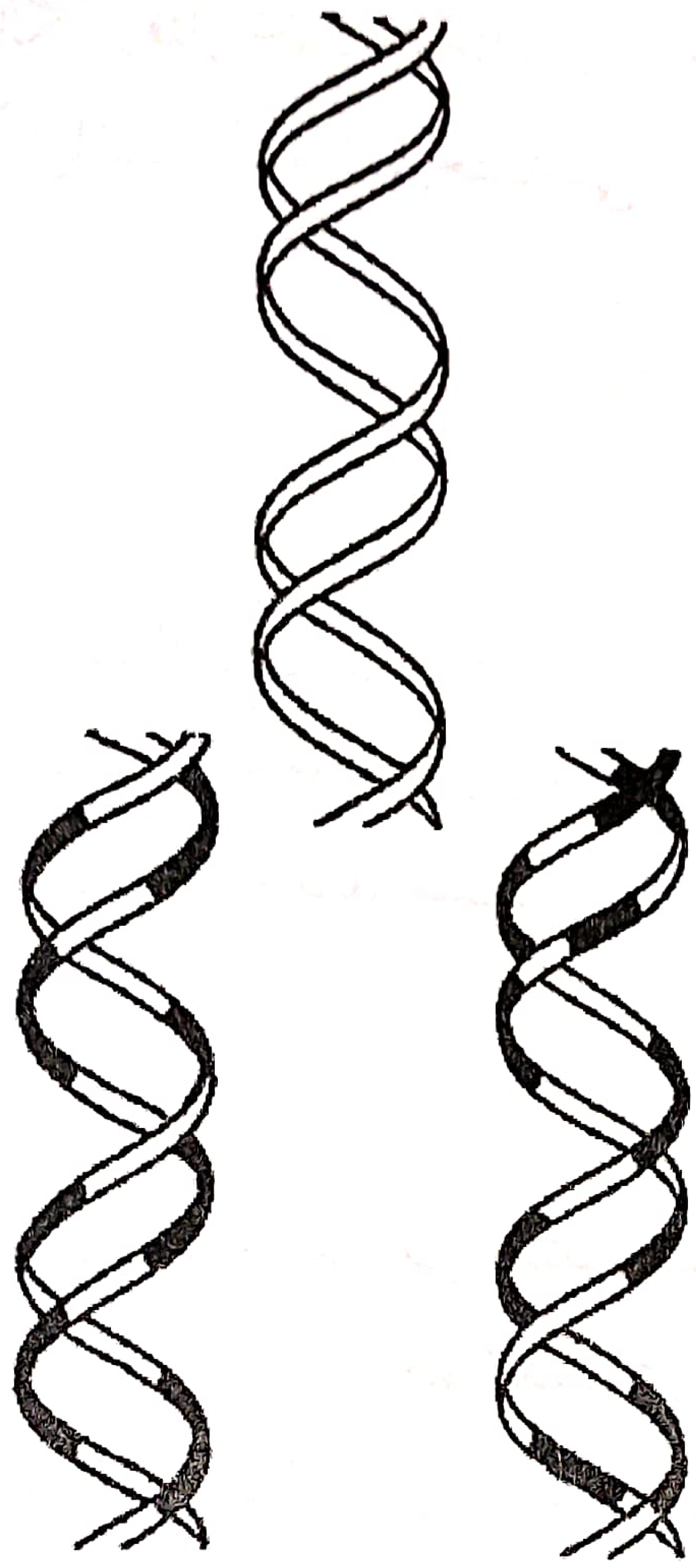
۲. الگوی پراکنده (پاشنده)

در این الگو، مولکول DNA در نقاط مختلف می‌شکنند و قطعات کوچک‌تر را تشکیل می‌دهد هر قطعه به‌وسیله‌ی بعضی مکانیسم‌ها همانندسازی می‌شود و سپس قطعات، از جمله قطعات نوساخته طوری به هم اتصال می‌یابند که دو رشته تشکیل می‌شود. هر رشته‌ی والد و جدید از مواد جدید و قدیم ساخته شده‌اند (شکل ۱۰-۲).



شکل ۱۰-۱. الگوی همانندسازی به طریق حفاظتی

1. Max Delbruck
2. conservative
3. dispersive
4. Semi - conservative

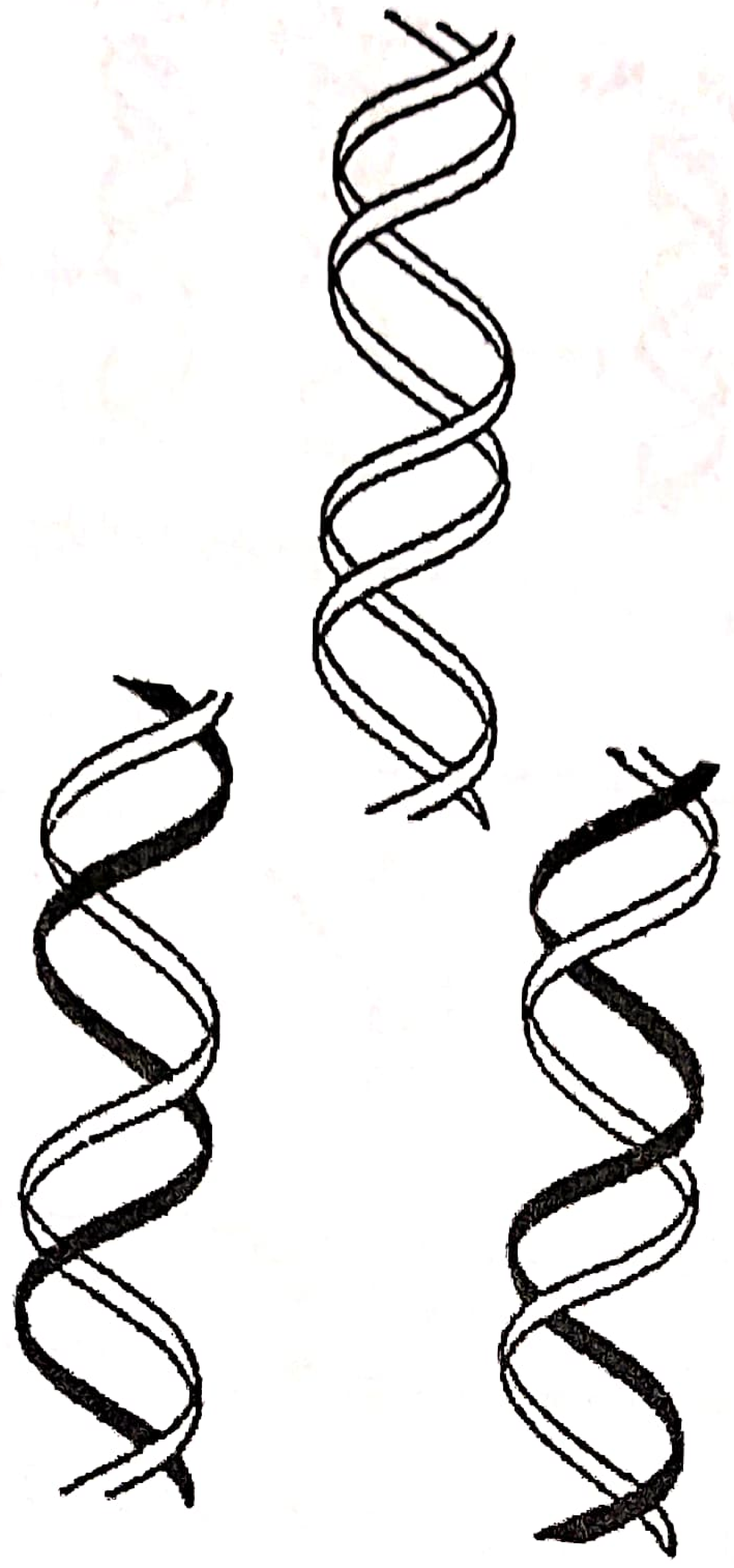


شکل ۱۰-۲. الگوی همانندسازی به طریق پراکنده (پاشنده)

۳. مدل نیم‌حفاظتی

در مدل واتسون و کریک پیشنهاد شده است که بخشی از مولکول DNA باز می‌شود و هر دو رشته همزمان همانندسازی می‌کنند و مسیر سنتز از ´۵ به ´۳ است. همچنان‌که مولکول DNA باز می‌شود، نوکلئوتیدهای آزاد به ردیف می‌شوند و در مقابل نوکلئوتیدهای مکمل خود در رشته‌ی DNA قرار می‌گیرند. لذا ادنین در یک رشته می‌تواند با یک تیمین در رشته‌ی دیگر جفت شود و همچنین سیتوزین از یک رشته با گوآنین آزاد پیوند حاصل کند (شکل ۱۰-۳).

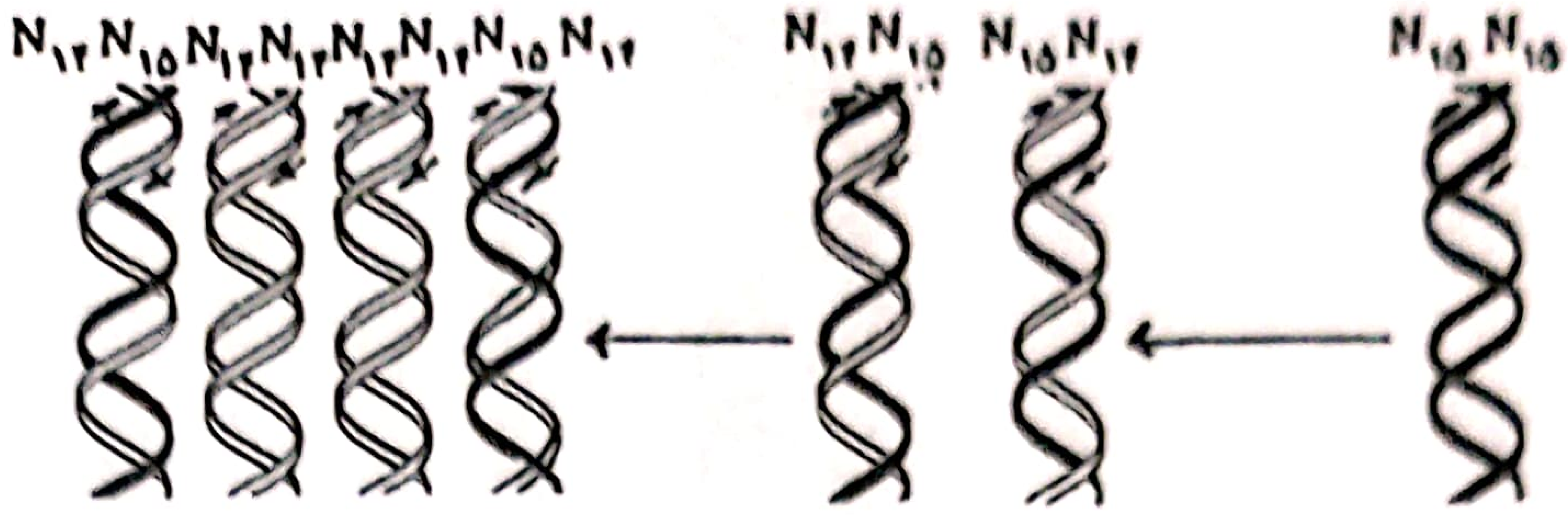
این امر که آیا رشته‌ی جدید به‌صورت قطعاتی که بعداً به یکدیگر متصل می‌شوند ساخته می‌شود و یا به‌صورت یک رشته شکل می‌گیرد هنوز مورد تردید است. براساس مشاهدات اخیر، رشته‌ی جدید به‌صورت قطعاتی ساخته می‌شود و سپس این قطعات به‌وسیله‌ی آنزیم DNA لیگاز به یکدیگر می‌پیوندند.



شکل ۱۰-۳. الگوی همانندسازی به طریق نیم‌حفاظتی

مدل حفاظتی ابتدا به‌وسیله‌ی تیلور[1]، در سال ۱۹۶۵، و سپس توسط مزلسون[2] و استال[3]، در سال ۱۹۶۴، نشان داده شد. مزلسون و استال در این تجربه از نیتروژن سنگین (N^{15}) برای نشاندار کردن DNAی اشریشیاکولی استفاده کردند. آنها باکتری اشریشیاکولی را به محیط کشت حاوی نیتروژن سبک (N^{14}) انتقال دادند و پس از یک‌بار تقسیم، DNAهای آنها را به روش اختصاصی جدا کردند. مشاهده گردید که DNAی یاخته‌های نسل جدید هیبرید (دورگه) بودند، یعنی یک رشته با نیتروژن سنگین و رشته‌ی دیگر با نیتروژن سبک (شکل ۴-۱۰) ظاهر شد. هنگامی که نسل بعدی این یاخته‌ها در محیط حاوی نیتروژن سبک رشد داده شده و سپس نتایج بررسی گردید، دو نوع یاخته مشاهده شدند، یک نوع از آنها حاوی رشته‌های حاوی نیتروژن سبک و نوع دیگر حاوی رشته‌های دورگه، یعنی نیتروژن سبک و نیتروژن سنگین بود.

1. Taylor
2. Meselson
3. Stahl



شکل ۱۰-۴. تجربه‌ی مزلسون و استال برای اثبات الگوی نیم‌حفاظتی همانندسازی DNA با استفاده از نیتروژن نشاندار.

واحد همانندسازی

همانندسازی DNA به‌صورت نیم‌حفاظتی و همچنین به شکل قطعات گسسته در جهت ′۳ ← ′۵ درهر دو رشته، از مدت‌ها پیش به اثبات رسیده است. واحد همانندسازی را رپلیکون[1] گویند که فقط یک‌بار در هر چرخه رخ می‌دهد. رپلیکون دارای یک نقطه‌ی آغازی و یک نقطه‌ی پایانی (جایی که همانندسازی متوقف می‌شود) است. هنگامی که همانندسازی آغاز می‌شود، بدون توقف ادامه می‌یابد تا همانند رپلیکون ساخته شود. ژنوم باکتریایی فقط یک رپلیکون دارد، درحالی‌که کروموزوم یوکاریوت‌ها دارای چندین رپلیکون است.

خودآزمایی ۱۰-۱

۱. چند نوع آنزیم در همانندسازی DNA شرکت دارند؟ آنها را با ذکر نقش هر یک نام ببرید.

۲. الگوهای همانندسازی DNA را نام ببرید و آنها را در چند سطر با یکدیگر مقایسه کنید.

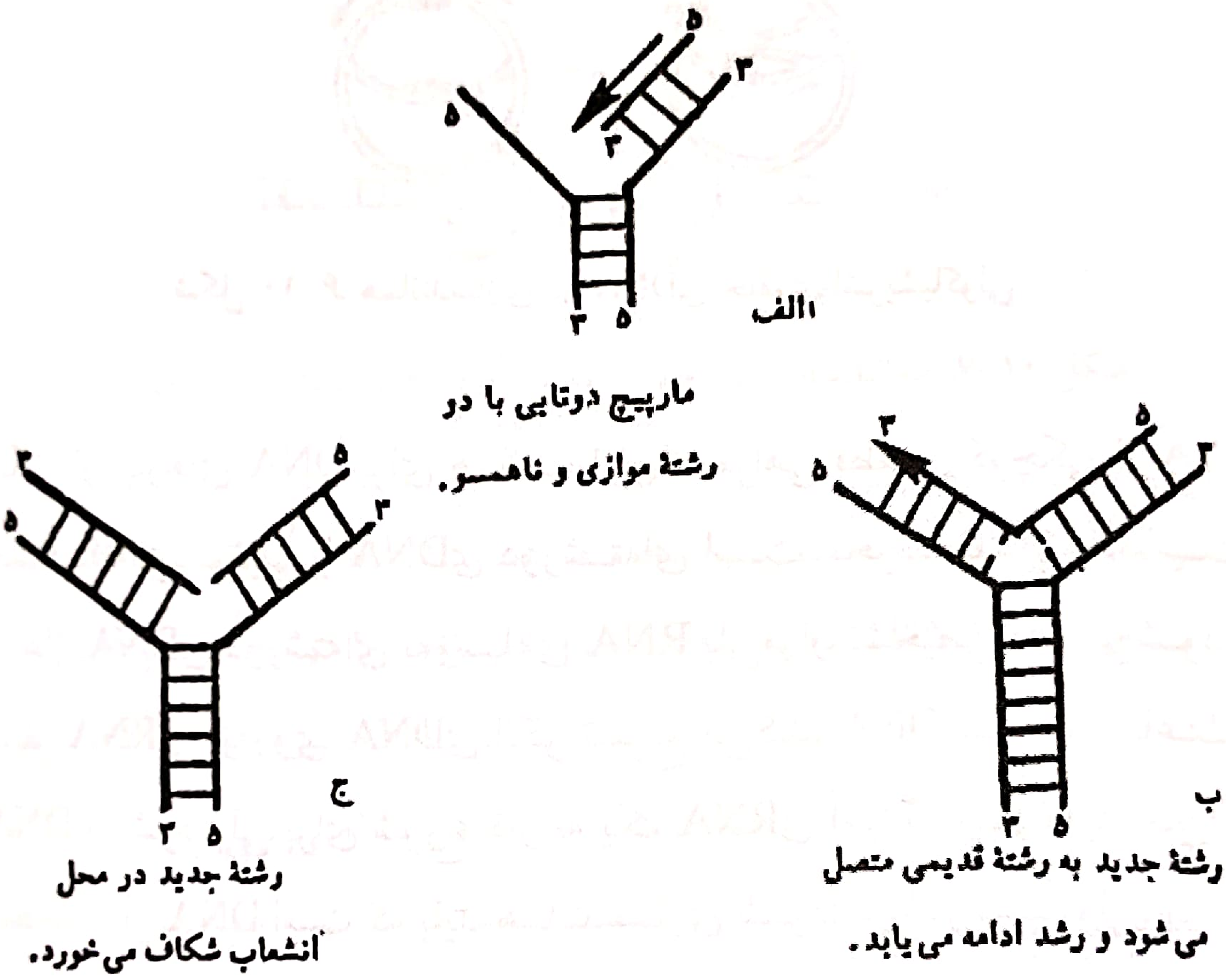
۳. رپلیکون را تعریف کنید.

---

1. replicon

آغاز همانندسازی

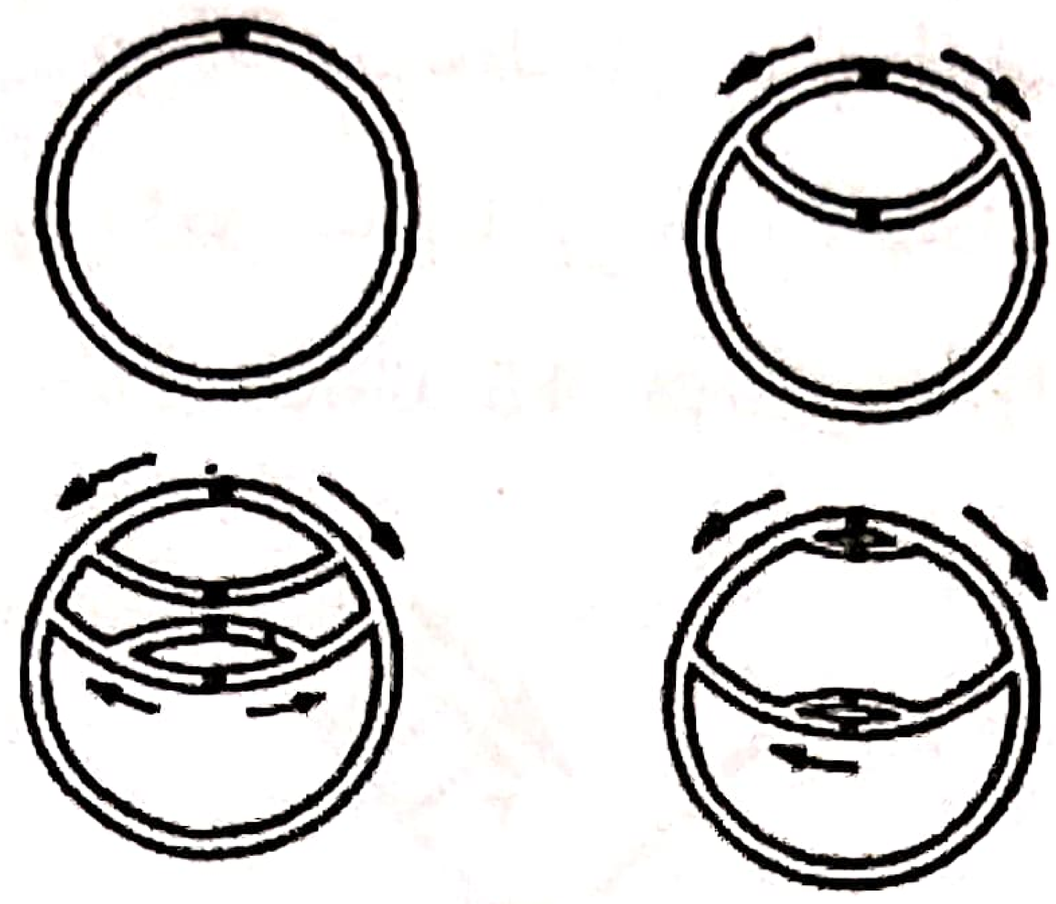
هر رشته از DNA به‌عنوان الگو برای ساختن رشته‌های دختر به‌کار می‌رود. برای همانندسازی، ابتدا دو رشته‌ی DNA در نقطه‌ی آغاز همانندسازی، از یکدیگر جدا می‌شوند و به‌صورت دو راهی درمی‌آیند. با این عمل، نوکلئوتیدهای آزاد می‌توانند در مقابل بازهای مکملی که بدون جفت مانده‌اند قرار گیرند و با آنها جفت شوند (شکل ۱۰-۵).



شکل ۱۰-۵. همانندسازی DNA در محل انشعاب (دو راهی همانند سازی) در یک کروموزوم خطی صورت می‌گیرد.

همانندسازی برحسب اینکه یک یا دو انشعاب در نقطه‌ی آغاز تشکیل شده باشد، ممکن است یک جهتی یا دوجهتی باشد. در همانندسازی یک جهتی، همانندسازی از نقطه‌ی انشعاب در طول DNAی الگو پیشروی می‌کند (شکل ۱۰-۵)، درحالی‌که در همانندسازی دوجهتی همانندسازی از محل انشعاب در دو جهت مختلف به پیش می‌رود (شکل‌های ۱۰-۶ و ۱۰-۷). هنگامی که همانندسازی با میکروسکوپ الکترونی مشاهده می‌شود، نواحی همانندسازی شده به شکل حباب یا چشم پدیدار می‌شوند. در

رپلیکون حلقوی مانند اشریشیاکلی ناحیه‌ی همانندسازی شده همانند حرف یونانی تتا[1] (θ) ظاهر می‌شود (شکل ۱۰-۶).



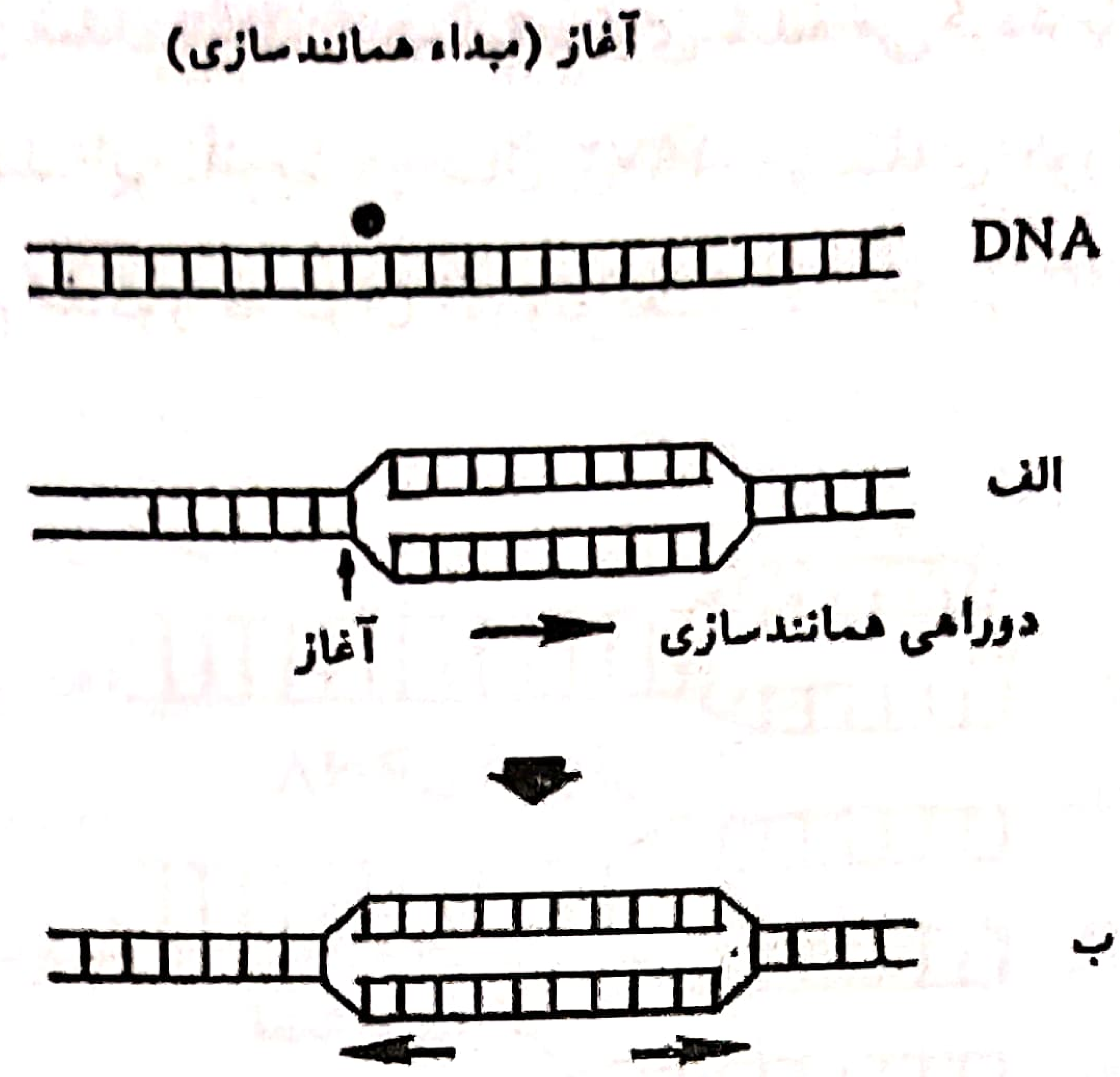
شکل ۱۰-۶. همانندسازی در DNAی حلقوی اشریشیاکولی

یکی از نیازهای DNA برای همانندسازی، همراهی قطعه‌ی کوچکی از RNA به طول حدود ۵۰ نوکلئوتید[2] با DNAی دورشته‌ای است. تجربه نشان داده است که نقطه‌ی آغاز DNAی دورشته‌ای به‌وسیله‌ی RNA پلی‌مراز تشخیص داده می‌شود. این آنزیم سنتز RNA را از روی DNAی الگو تسریع می‌کند. DNA پلی‌مراز باعث دراز شدن DNA می‌شود ولی برای شروع کار به یک RNAی آغازگر نیاز دارد. این RNA مکمل قطعه‌ای از DNA است که باید همانندسازی شود. در اشریشیاکولی، سه نوع آنزیم پلی‌مراز فعال‌اند. این سه آنزیم در بسیاری از جنبه‌های همانندسازی شرکت دارند و به نظر می‌رسد که در یوکاریوت‌ها هم همین سه نوع آنزیم شرکت داشته باشند (این آنزیم‌ها نه تنها برای همانندسازی DNA به‌کار می‌روند، بلکه برای ترمیم DNA نیز مورد نیازند). یکی از ویژگی‌های این پلی‌مرازها این است که در طول مولکول DNA فقط در جهت ۵َ به ۳َ پیش می‌روند. اما می‌دانیم که هر مولکول DNA از دو رشته‌ی موازی و ناهمسو تشکیل شده است، لذا هنگام همانندسازی، یکی از رشته‌ها در یک جهت صحیح روبروی DNA پلی‌مراز قرار می‌گیرد (۳َ ← ۵َ) و رشته‌ی دیگر دارای جهت مخالف (۵َ ← ۳َ) است. ولی به نظر می‌رسد که همانندسازی در هر دو رشته به‌صورت قطعات ناپیوسته و در جهت ۳َ ← ۵َ انجام شود.

---

1. theta

۲. در بیوشیمی هارپر (Harper) ۱۰ نوکلئوتید ذکر شده است.



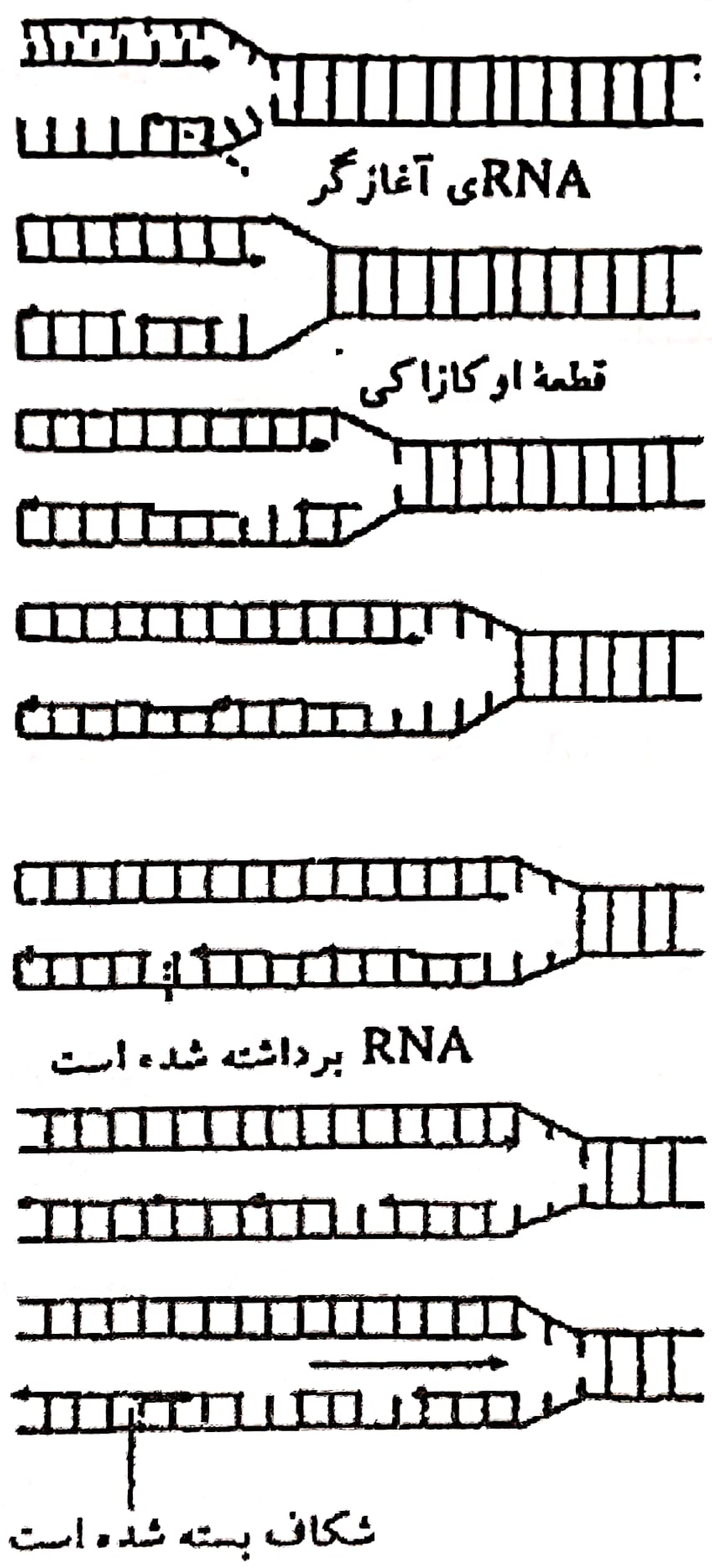
شکل ۱۰-۷. همانندسازی دو جهتی توسط آنزیم همانندسازی آغاز می‌شود.

آنزیم اصلی که همانندسازی را انجام می‌دهد، DNA پلی‌مراز «۳» است که با ایجاد انشعاب در DNAی دورشته‌ای، همانندسازی را در دو مسیر آغاز می‌کند (شکل ۱۰-۷). ایجاد انشعاب و باز شدن دو رشته‌ی DNA در نقطه‌ی آغاز به‌وسیله‌ی پروتئین متصل به DNA بنام «آنزیم بازکننده»[1] صورت می‌گیرد و سپس دو رشته به‌وسیله‌ی پروتئین‌های اختصاصی بازکننده، از یکدیگر بیشتر فاصله می‌گیرند. درازشدن رشته‌ی همانندسازی شده به‌وسیله‌ی DNA پلی‌مراز «۳» انجام می‌شود. این آنزیم باعث اضافه شدن نوکلئوتیدها در جهت ´۳ ← ´۵ می‌شود. در این امر، نوکلئوتیدهای تری‌فسفات از طریق فسفات ´۵ به انتهای ´۳ هیدروکسیل زنجیره‌ی در حال رشد می‌چسبند (شکل ۱۰-۸).

بازهای RNAی آغازگر که همانندسازی را شروع می‌کنند، با بازهای رشته‌ی DNA جفت می‌شوند و دو رگه‌ی DNA – RNA را تشکیل می‌دهند، و انتهای ´۳ هیدروکسیل را برای تماس آزاد می‌گذارد (شکل ۱۰-۸). اگر جفت شدن بازها به دلایلی دچار اشکال شود (و در نتیجه با هم جفت نشوند)، DNA پلی‌مراز «۱» فعال می‌گردد و مانند اگزونوکلئاز در جهت ´۵ ← ´۳ سبب جداشدن بازهای ناجور می‌شود. پس از این تصحیح، دراز شدن رشته‌ی پلی‌نوکلئوتیدی مجدداً ادامه می‌یابد. DNA

1. unwindase

پلی‌مراز «۳» سبب دراز شدن رشته‌ی همانندسازی شده می‌گردد تا طول رشته‌ی جدید به ۱۰۰۰ نوکلئوتید برسد. این آنزیم در سال ۱۹۷۲ به‌وسیله‌ی کورنبرگ کشف گردید و نشان داده شد که آنزیم مذکور به‌عنوان اگزونوکلئاز در مسیر ۵َ ← ۳َ و ۳َ ← ۵َ عمل می‌کند.



شکل ۱۰-۸ برای شروع همانندسازی DNA در یوکاریوت‌ها، به RNAی آغازگر نیاز است، قطعات اوکازاکی در این همانندسازی شرکت دارند.

سنتز گسسته‌ی DNA

رشته‌های DNAی دختر ابتدا به‌صورت قطعات ناپیوسته ساخته می‌شوند که به قطعات اوکازاکی[1] معروف‌اند. به‌تدریج که رشد زنجیره‌ها کامل می‌شود، همانندسازی به‌وسیله‌ی

1. Okazaki

مجموعه‌ای از آنزیم‌ها پایان می‌یابد. می‌دانیم که DNAی دو رشته‌ای از دو رشته‌ی موازی ناهمسو تشکیل شده است و هنگامی که همانندسازی در یک رشته در جهت ۳َ ← ۵َ صورت می‌گیرد این عمل در رشته‌ی دیگر در مسیر ۵َ ← ۳َ رخ می‌دهد. اما عقیده بر این است که سنتز DNA فقط در مسیر ۳َ ← ۵َ انجام می‌پذیرد. در حقیقت رشته‌ای که از ۳َ به ۵َ رشد می‌کند فقط ۵َ به ۳َ در جهت مخالف ساخته می‌شود. رشته‌ای را که همانندسازی روی آن از ۳َ ← ۵َ انجام می‌گیرد، رشته‌ی «هدایت شده»[1] و رشته‌ی مکمل آن را «رشته‌ی تاخیری»[2] گویند. رشته‌ی هدایت شده به‌طور مستمر همانندسازی می‌کند، درحالی‌که رشته‌ی تاخیری به‌طور گسسته ساخته می‌شود و همین رشته‌های ناپیوسته هستند که قطعات اوکازاکی خوانده می‌شوند. اخیراً پیشنهاد شده است که سنتز روی رشته‌ی هدایت شده نیز ناپیوسته است.

سنتز ناپیوسته به‌طور تجربی در اشریشیاکولی ثابت شده است. هنگامی که این باکتری‌ها چند ثانیه در معرض تیمیدین سنگین قرار گرفتند، قطعات کوتاهی از DNA به اندازه‌ی حدود ۱۰۰۰ تا ۲۰۰۰ نوکلئوتید دیده شدند بنابراین رشته‌های دختر (قطعات اوکازاکی) به‌صورت ناپیوسته تولید می‌شوند، هر یک از رشته‌ها دارای یک آغازگر و یک هیدروکسیل انتهایی است و عمل دراز شدن به‌وسیله‌ی DNAی آغازگر جدا می‌شود و سپس DNAی الگو توسط DNA پلی‌مراز «۱» جدا می‌گردد. این آنزیم منحصر به‌فرد است و توانایی فعالیت را به‌صورت اگزونوکلئاز در جهت ۵َ به ۳َ دارد. به دنبال آن، همان آنزیم فواصل بین DNA را با اضافه کردن نوکلئوتیدها پر می‌کند. سپس آنزیم دیگری به‌نام DNA لیگاز، انتهاهای شکسته را در دو زنجیر DNA با سنتز پیوندهای فسفودی‌استر بین انتهای ۳َ هیدروکسیل از یک زنجیر و ۵َ فسفات انتهای زنجیر دیگر به هم متصل می‌کند. DNA لیگاز، که در همه‌ی موجودات به‌طور گسترده‌ای یافت می‌شود، برای فعالیت خود در اشریشیاکلی به DNA و در یوکاریوت‌ها به ATP نیاز دارد.

خودآزمایی ۱۰-۲

۱. همانندسازی یک جهتی و دوجهتی را با یکدیگر مقایسه کنید.

---

1. leading strand
2. lagging strand

۲. قطعات اوکازاکی را تعریف کنید.

۳. چه وقت آنزیم DNA پلی‌مراز «۳» به‌صورت اگزونوکلئاز عمل می‌کند؟

۴. منظور از دو رشته‌ی هدایت شده و تأخیری چیست؟ آیا سنتز DNA در این رشته پیوسته است یا گسسته؟

همانندسازی DNA در اشریشیاکولی

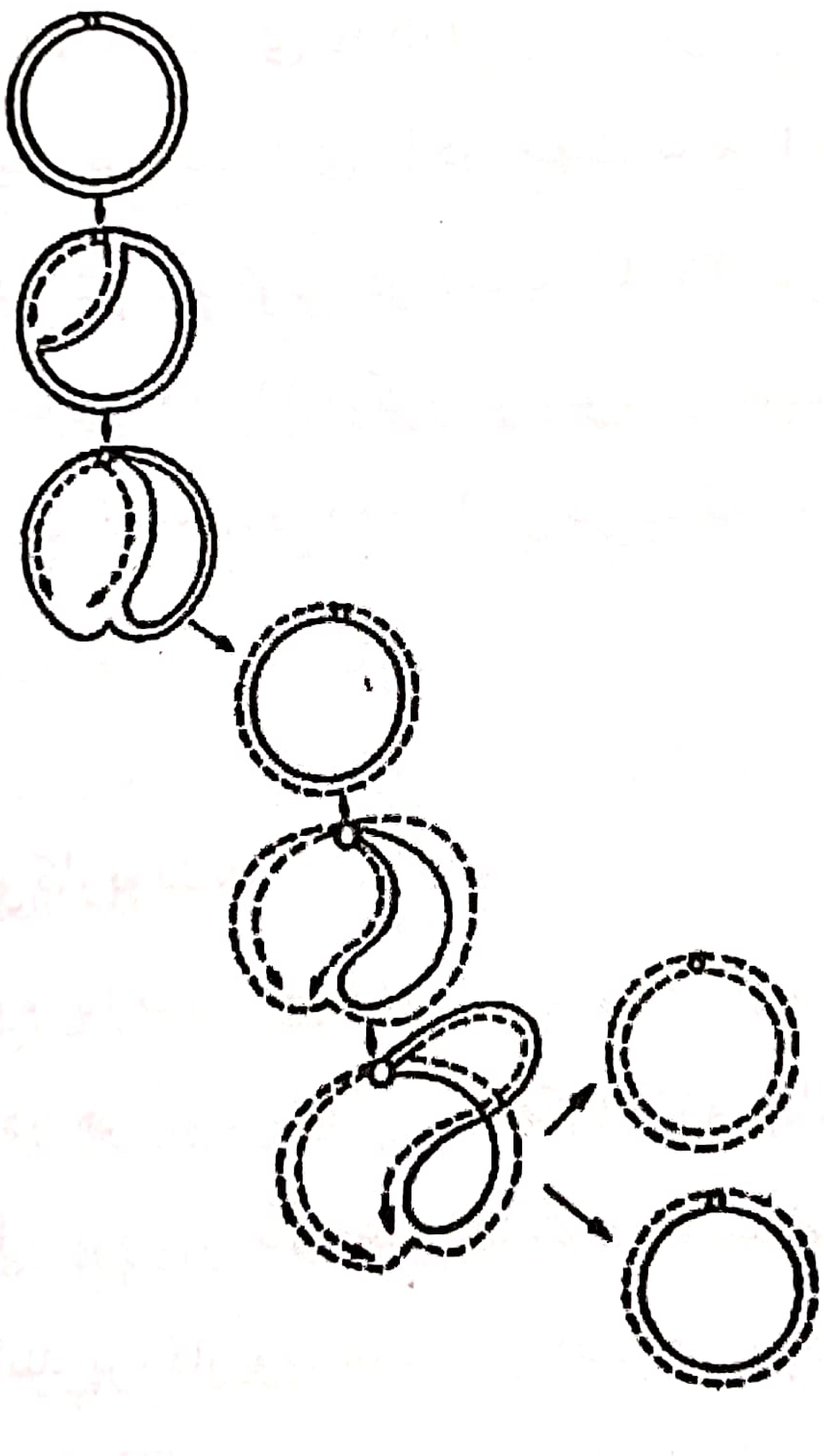
DNA در باکتری‌ها حلقوی است و بسیاری از باکتری‌ها قطعات ژنتیکی اضافی به‌نام پلاسمید را حمل می‌کنند. این قطعات به‌صورت DNAی حلقوی کوچکی هستند که جزء گونوفور باکتری محسوب نمی‌شوند. پلاسمیدها پروتئین‌های فعال یا کلیسین‌ها[1] را به‌صورت آنتی‌بیوتیک تولید می‌کنند که مانع رشد باکتری‌های دیگر می‌شوند. بعضی از این عناصر به‌عنوان عوامل لقاح عمل می‌کنند و سبب تحریک آمیختگی باکتریایی می‌شوند. اندازه‌ی پلاسمیدها ۲ تا ۵۵ میکرون است و هنگام تقسیم ممکن است به دو نیم شوند. گرونوفور باکتریایی از دو رشته تشکیل شده است و همانندسازی آن از یک نقطه‌ی آغازی اختصاصی روی حلقه شروع می‌شود و این عمل آن‌قدر ادامه می‌یابد تا دو مولکول DNA تولید گردد. گونوفور باکتریایی یک رپلیکون دارد.

وزن مولکولی DNAی حلقوی در اشریشیاکولی $۲/۸ \times ۱۰^{۹}$ است. واتسون و کریک فرض کردند که این DNA یک نقطه‌ی رشد اختصاصی دارد که در آن محل شکاف یا انشعاب حاصل می‌شود و همانندسازی آغاز می‌گردد (شکل ۱۰ــ۹). جان کرنز[2] از دانشگاه هاروارد، آزمایشی انجام داد که در آن باکتری‌ها در محیط آغشته به تیمین رادیواکتیو رشد کردند. پس از چند روز، هنگامی که تیمین نشاندار در DNAی آنها وارد شده بود، باکتری‌ها را روی کاغذ صافی ریختند و خشک کردند. چند ماه بعد که باکتری‌ها در محیط مناسب کشت شدند، حلقه‌هایی از DNAی نشاندار در آنها مشاهده گردید. بررسی عکس‌های تهیه شده از باکتری‌های کشت شده نشان داده است که سنتز DNA از محل انشعاب (دوراهی همانندسازی) شروع شده و در اطراف DNAی حلقوی پیش رفته است. کرنز به این نتیجه رسید که همانندسازی DNAی

---

1. colicins
2. John Cairns

اشریشیاکلی از یک نقطه‌ی اختصاصی آغاز می‌شود و فقط در یک مسیر ادامه می‌یابد. اوکازاکی و همکارانش نشان دادند که ژنوم اشریشیاکولی در قطعات کوتاه با وزن مولکولی کم همانندسازی می‌شود و سپس این قطعات به‌وسیله‌ی DNA لیگاز به یکدیگر می‌پیوندند. پژوهش‌های اخیر نشان داده‌اند که همانندسازی در یک نقطه‌ی شروع اختصاصی آغاز می‌شود، جایی که اندونوکلئاز[1] شکاف یا شکستگی را در آنجا ایجاد می‌کند و سپس همانندسازی در دو جهت انجام می‌گیرد. به‌تدریج که همانندسازی در دو مسیر پیش می‌رود، در رشته یک چشم به‌وجود می‌آید که شبیه به حرف یونانی «تتا» (θ) است (شکل ۱۰-۶).



شکل ۱۰-۹. همانندسازی DNA در اشریشیاکلی

هر دو رشته‌ی DNA همزمان همانندسازی می‌شوند. نقطه‌ی آغاز به‌وسیله‌ی RNA پلیمراز متکی بر DNA تشخیص داده می‌شود. این آنزیم رشته‌های کوتاهی از RNA را از روی DNA می‌سازد. این رشته‌های کوتاه RNA به‌عنوان RNAهای آغازگر

1. endonuclease

عمل می‌کنند. سپس آنزیم DNA پلیمراز «۳» به انتهای ´۳ RNAی آغازگر می‌چسبد و دئوکسی ریبونوکلئوتیدها را از جهت ´۵ به ´۳ اضافه می‌کند. این رشته‌ی DNAی نوساخته مکمل رشته‌ی الگوی DNAی دورشته‌ای است. هنگامی که این رشته به اندازه‌ی ۱۰۰۰ تا ۲۰۰۰ نوکلئوتید رسید، RNAی آغازگر به‌وسیله‌ی اگزونوکلئاز از انتهای ´۵ قطع می‌شود. بنابراین، به جای تشکیل یک رشته‌ی کامل، قطعات کوچک اوکازاکی تشکیل می‌شوند. فواصل بین قطعات DNA با DNA پلی‌مراز «۱» پر شده‌اند. این آنزیم،نوکلئوتیدهای را در مسیر ´۵ به ´۳ اضافه می‌کند. سپس DNA لیگاز با ایجاد پیوندهای فسفودی‌استری بین قطعات اوکازاکی، آنها را به یکدیگر متصل می‌سازد اگر بازهای نادرست وارد شوند، به‌وسیله‌ی DNA پلیمراز در جهت ´۳ به ´۵ خارج می‌شوند و آنزیم، بعد از این تصحیح، همانندسازی را در جهت ´۵ به ´۳ دوباره آغاز می‌کند.

یک همانندسازی در اشریشیاکولی در دمای $37^\circ C$، در حدود ۴۰ دقیقه کامل می‌شود. طول کروموزوم حدود ۱۱۰۰۰ میکرومتر بوده و تعداد بازهای آن $3/9 \times 10^6$ است و این بدین معنی است که حدود ۴۸۰۰۰ باز در دقیقه در هر چنگال همانندسازی وارد می‌شود.

همانندسازی DNA در یوکاریوت‌ها

در یوکاریوت‌ها، کروموزوم ساختار پیچیده‌ای است که در غشای هسته‌ای محصور شده است. تعداد کروموزوم‌ها در هر گونه ثابت است. کروموزوم‌ها، علاوه بر DNA، حاوی هیستون‌ها، مقداری RNA و پروتئین‌های غیرهیستونی هستند. طرح همانندسازی در DNAی یوکاریوت‌ها همانند پروکاریوت‌هاست و فقط در جزئیات با هم تفاوت دارند. جالب توجه است که DNA پلی‌مرازها و DNA لیگازهای استخراج شده از اشریشیاکولی می‌توانند در یوکاریوت‌ها نیز تأثیر داشته باشند.

رپلیکون‌های متعدد در کروموزوم‌های یوکاریوت‌ها

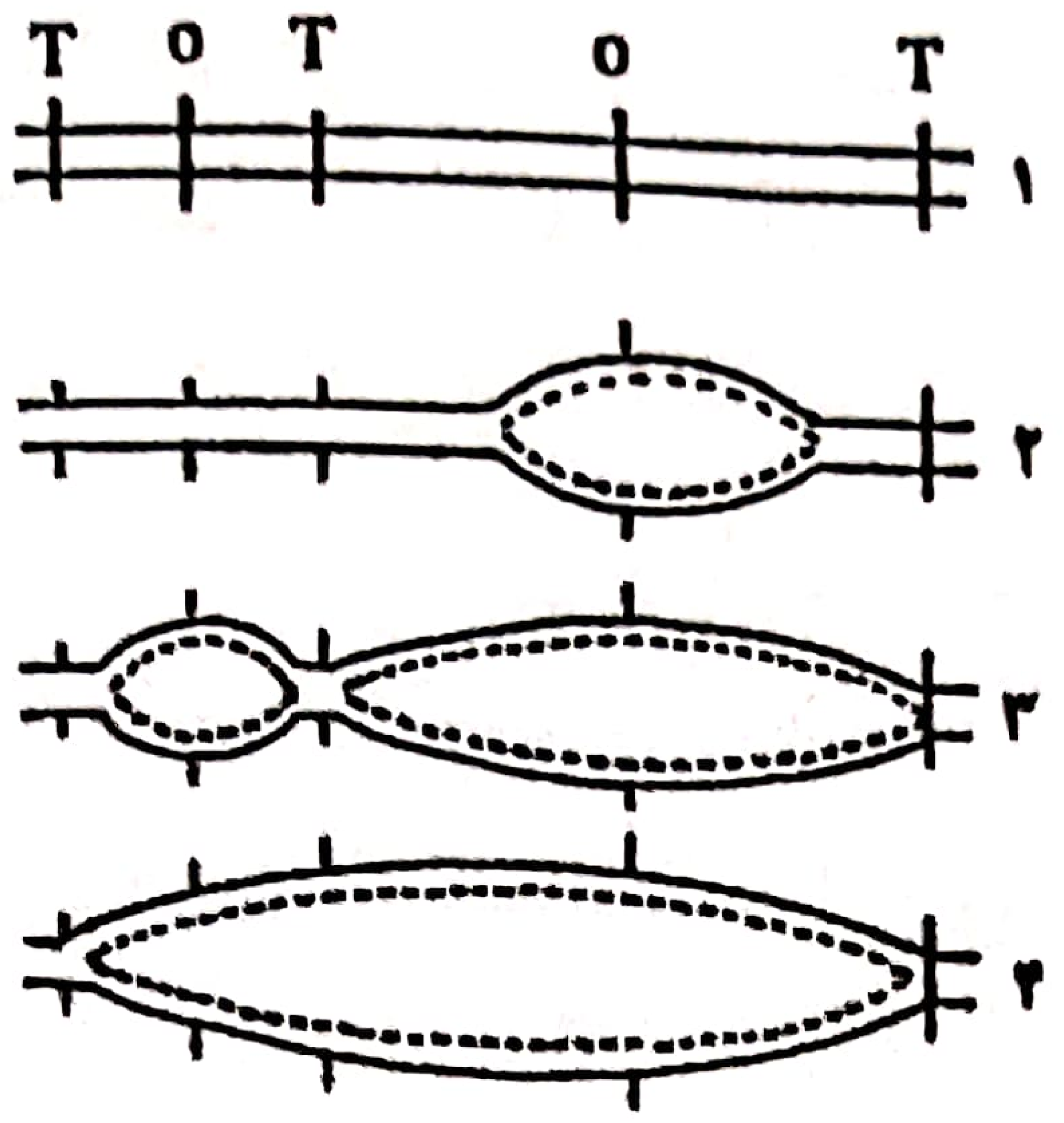
از آنجا که کروموزوم‌های یوکاریوتی دارای مقدار زیادی DNA هستند، لذا رپلیکون‌های فراوانی دارند و بنابراین سنتز DNA می‌تواند از چندین محل آغاز شود. اگر چنین

وضعی رخ نمی‌داد، مرحله‌ی S در چرخه‌ی زندگی یاخته می‌بایست بسیار طولانی شود. همانندسازی از نقطه‌ی مرکزی مبدأ در هر رپلیکون آغاز می‌شود و در دو جهت پیش می‌رود. نقطه‌ی آغازی به‌صورت دوراهی است و از الحاق این دوراهی‌ها تعداد زیادی چشم یا حباب ایجاد می‌شود، که در دو مسیر در طول مولکولی خطی DNA حرکت می‌کند (شکل ۱۰-۱۰).

برعکس DNAی عریان در پروکاریوت‌ها، کروماتین در کروموزوم‌های یوکاریوت‌ها به شکل نوکلئوزوم‌هاست که DNA در آنها بسته‌بندی شده است. این DNAی بسته‌بندی شده همراه با هیستون ممکن است مشکلاتی را به‌عنوان الگو برای همانندسازی ایجاد کند. پیشنهاد شده است که نوکلئوزوم همراه با DNAای که بخشی از آن باز شده، به دو نیمه‌ی مشخص تقسیم می‌گردد و بدین‌ترتیب همانندسازی آغاز می‌شود. پس از تکمیل همانندسازی، هر نیمه نوکلئوزوم سریعاً با نوکلئوزوم نوساخته، که در آن هیستون‌ها و DNAهای جدید ساخته شده‌اند، همراه می‌گردد. بنابراین یک نوکلئوزوم کامل متشکل از یک نیمه‌ی قدیمی و یک نیمه‌ی جدید، ساخته می‌شود.

مکانیسم همانندسازی در یوکاریوت‌ها و پروکاریوت‌ها همانند یکدیگر است. در یوکاریوت‌ها نیز همانندسازی DNA نیم‌حفاظتی است و قطعات اوکازاکی که به‌وسیله‌ی RNAهای آغازی شروع می‌شوند، در این امر دخالت دارند. طول RNAی آغازی در حدود ۱۰ نوکلئوتید است. انتهای ´۳ هیدروکسیل قطعه‌ی اوکازاکی به‌وسیله‌ی DNA پلیمراز دراز می‌شود. این قطعات در DNAی یوکاریوت‌ها کوتاه‌اند و از ۱۰۰ تا ۲۰۰ نوکلئوتید تشکیل شده‌اند اگرچه در یاخته‌های «هامسترچینی»[1] طول قطعات اوکازاکی به اندازه‌ی حدود ۱۲۰۰ نوکلئوتید است ولی ۹۰۰ عدد از آنها نوکلئوتیدهای DNAی منحصربه‌فردند و ۳۰۰ نوکلئوتید دیگر، DNAی تکراری هستند. پس از تشکیل قطعات اوکازاکی، RNAی آغازی برداشته می‌شود و فاصله‌ی حاصل از قطعه‌ای از DNA به‌وسیله‌ی DNA پلیمراز «۱» پر می‌گردد. سپس قطعات به کمک DNA لیگاز به یکدیگر متصل می‌شوند. طول قطعات اوکازاکی در یوکاریوت‌ها ثابت است.

1. Chineses hamster



شکل ۱۰-۱۰. کروموزوم یوکاریوتی رپلیکون‌های فراوان دارد: در طرح فوق همانندسازی دوجهتی DNA را مشاهده می‌کنید. O نقطه‌ی آغاز و T نقطه‌ی پایان همانندسازی است. ۱. یک مولکول DNAی دورشته‌ای، ۲. همانندسازی در یک رپلیکون به طرف راست آغاز شده است، ۳. همانندسازی در رپلیکون دیگر به طرف چپ نیز آغاز گردیده است، ۴. همانندسازی در دو رپلیکون به پایان رسیده است.

میزان همانندسازی DNA در کروموزوم یوکاریوت‌ها به خاطر طبیعت پیچیده‌ی کروماتین بسیار کندتر است. در انسان، یک یاخته‌ی دیپلوئید ۴۶ کروموزوم دارد که طول DNA در هر یک ۲۰۰۰۰ تا ۳۰۰۰۰ میکرومتر است. آشکاراست که رپلیکون‌های فراوانی وجود دارند. بنابراین مرحله‌ی S ۶ تا ۸ ساعت طول می‌کشد. اگر یک رپلیکون وجود داشت، حدود ۲۳۰ روز طول می‌کشید تا همانندسازی در مرحله‌ی S انجام شود. همه‌ی رپلیکون‌ها نمی‌توانند به‌طور همزمان DNA بسازند، از این‌رو همانندسازی ۶ تا ۸ ساعت طول می‌کشد.

پرسش‌های فراوانی در مورد همانندسازی DNA بی‌پاسخ می‌ماند: چه عاملی سبب تشکیل و پایان RNAی آغازکننده می‌شود؟ نشانه‌های آغاز و پایان برای سنتز قطعات اوکازاکی کدام‌اند؟ چرا برای سنتز DNA، آنزیم RNA پلیمراز لازم است؟ مکانیسم برداشتن RNAی آغازگر چیست؟ شاید برای پاسخ دادن به این گونه پرسش‌ها به زمانی طولانی نیاز باشد.

خودآزمایی ۱۰–۳

۱. بر اساس مطالعات اخیر همانندسازی DNA در باکتری یک‌جهتی است یا دوجهتی؟ مکانیسم آن را توضیح دهید.

۲. چند نوع رپلیکون در پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها وجود دارد؟ دلیل این تفاوت را شرح دهید.

۳. آیا تفاوت چشمگیری در همانندسازی پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها وجود دارد؟

۲. پروتئین‌سازی

اسیدهای آمینه از طریق پیوندهای پپتیدی به یکدیگر متصل شده و پروتئین‌ها را تشکیل می‌دهند. انتقال اطلاعات ارثی از DNA به مولکول پروتئین به‌وسیله‌ی RNA، به‌ویژه RNAی پیک، امکان‌پذیر است. برای هر پروتئین RNAی پیک ویژه‌ای وجود دارد.

مهم‌ترین ترکیباتی که در سنتز پروتئین شرکت می‌کنند عبارت‌اند از: انواع RNAها، ریبوزوم‌ها، اسیدهای امینه، تعداد بسیاری از آنزیم‌ها، کوآنزیم‌ها و همچنین انرژی.

در باکتری‌ها، بیش‌ترین مقدار RNA در سیتوپلاسم یاخته یافت می‌شود. در یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص (یوکاریوت‌ها)، RNA به اشکال مختلف و به‌طور پراکنده در محیط درونی یاخته وجود دارد. مثلاً RNA در هسته، میتوکندری، ریبوزوم‌ها، کلروپلاست و سیتوسول دیده می‌شود.

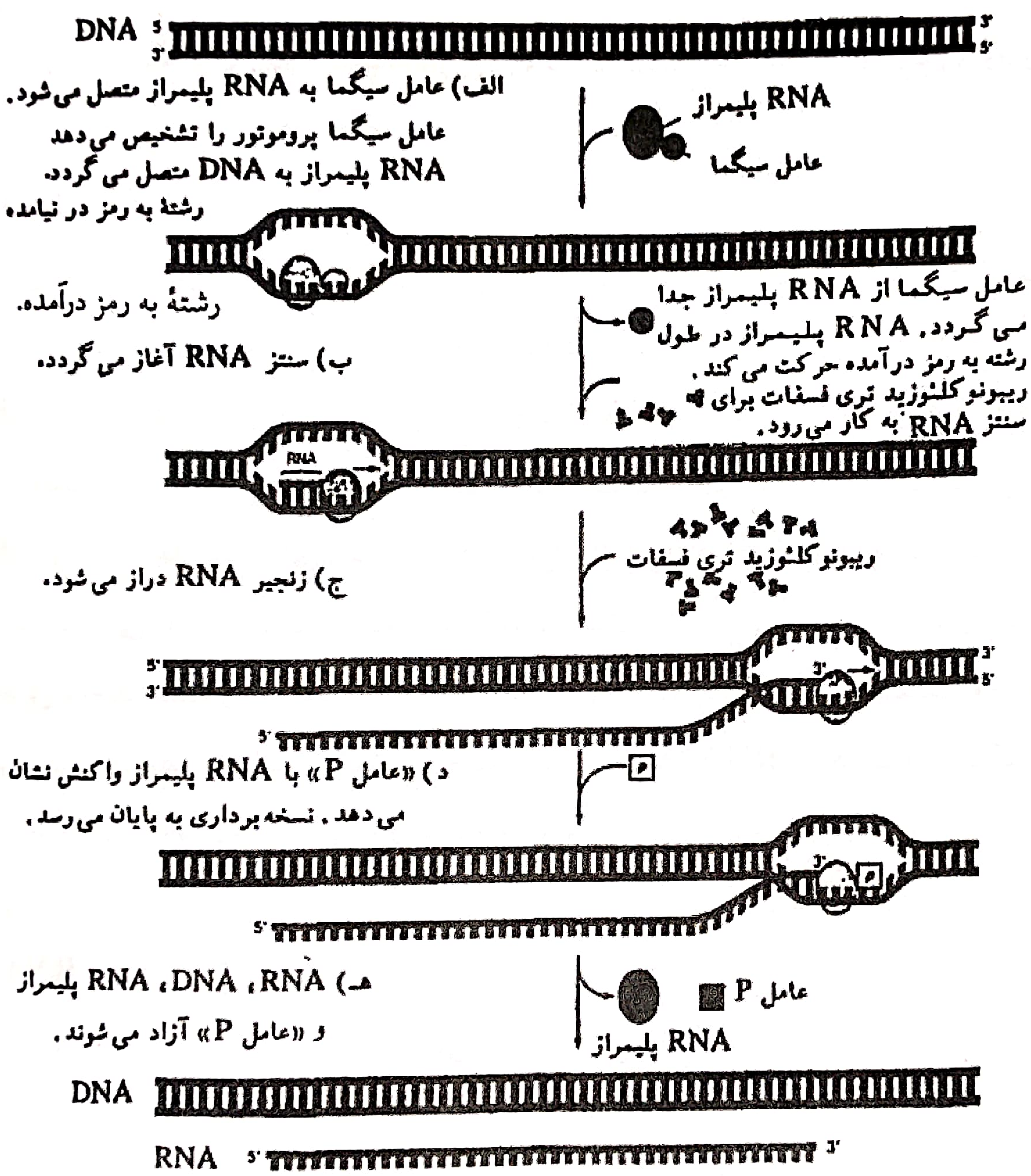
سنتز RNA

سنتز RNA را از روی یکی از رشته‌های DNA، نسخه‌برداری[1] (رونویسی) گویند. در یاخته، سه نوع RNA وجود دارد که عبارت‌اند از: RNAی پیک[2] (mRNA)، RNAی ناقل[3] (tRNA) و RNAی ریبوزومی[4] (rRNA). سنتز RNA در یاخته‌های بدون هسته‌ی مشخص (پروکاریوت‌ها) به‌وسیله‌ی آنزیم RNA پلیمراز صورت می‌گیرد. درحالی‌که در یاخته‌های واجد هسته‌ی مشخص (یوکاریوت‌ها) برای هر نوع RNA یکی از RNAهای پلیمراز «۱»، «۲» و «۳» به‌کار می‌روند.

---

1. tranacription
2. messenger RNA
3. transfer RNA
4. ribosomal RNA

سنتز RNA در پروکاریوت‌ها بدین‌ترتیب است که RNA پلیمراز، DNAی دورشته‌ای را شناسایی می‌کند (برخلاف DNA پلیمراز «۳» که به‌عنوان الگوی خود به DNAی تک‌رشته‌ای نیاز دارد). این آنزیم در نواحی اختصاصی به مولکول DNA متصل می‌شود. این نواحی را پروموتور[1] گویند (شکل ۱۰-۱۱). شناسایی این محل در روی



شکل ۱۰-۱۱. نسخه‌برداری در باکتری‌ها، نسخه‌برداری از اطلاعات ژنتیکی در ۴ مرحله رخ می‌دهد: الف) اتصال RNA پلیمراز به DNA در محل پروموتور، ب) آغاز نسخه‌برداری، ج) دراز شدن زنجیره، د) ختم نسخه‌برداری، هـ) آزاد شدن RNA پلیمراز و RNA. عامل سیگما برای تشخیص پروموتور لازم است. RNA پلیمراز در طول رشته‌ی DNAی به رمز درآمده، در جهت ´۵ ← ´۳ حرکت می‌کند و مولکول RNA در جهت ´۳ ← ´۵ ساخته می‌شود.

---

1. promotor

مولکول DNA به عهده‌ی «عامل سیگما» است که بخشی از آنزیم RNA پلیمراز بوده و با آن اتصال ضعیفی دارد. RNA در سه مرحله ساخته می‌شود: در مرحله‌ی اول، که مرحله‌ی آغازی نامیده می‌شود، ابتدا آنزیم پلیمراز از طریق عامل سیگما محل پروموتور را شناسایی و به آن متصل می‌گردد. این اتصال سبب ایجاد تغییر در مولکول DNA می‌شود و دو رشته‌ی DNA در ناحیه‌ای که بخش اصلی آنزیم به آن متصل است ازهم باز می‌شوند. سپس عامل سیگما جدا شده و سنتز RNA توسط آنزیم RNA پلیمراز در جهت ´۳ ← ´۵ انجام می‌گیرد.

در مرحله‌ی دوم، که مرحله‌ی طویل شدن رشته نام دارد، آنزیم پلیمراز با حرکت خود بر روی مولکول DNA پیش می‌رود و موجب باز شدن دو رشته از یکدیگر و اضافه شدن نوکلئوتیدهای جدید به انتهای ´۳ RNAی جدید می‌شود. این عمل آن‌قدر ادامه می‌یابد تا آنزیم به ناحیه‌ی پایان نسخه‌برداری برسد. در این ناحیه، واحدهای تکراری از آدنین و تیمین وجود دارند. سپس مولکول کامل شده‌ی RNA از الگوی DNA جدا شده به سیتوپلاسم راه می‌یابد. RNAی ریبوزومی، درحالی‌که درون دو بخش ریبوزوم جای دارد، از هسته خارج می‌شود اما RNAی ناقل و RNAی پیک به‌صورت واحدهای مستقل وارد سیتوپلاسم می‌شوند. ممکن است مولکول‌های متعدد RNA همزمان در امتداد قطعه‌هایی از DNA نسخه‌برداری شوند. پس از آنکه آخرین مولکول RNA ساخته شد، قطعه‌ی باز شده‌ی DNA بار دیگر به‌صورت مارپیچ درمی‌آید.

RNAی پیک

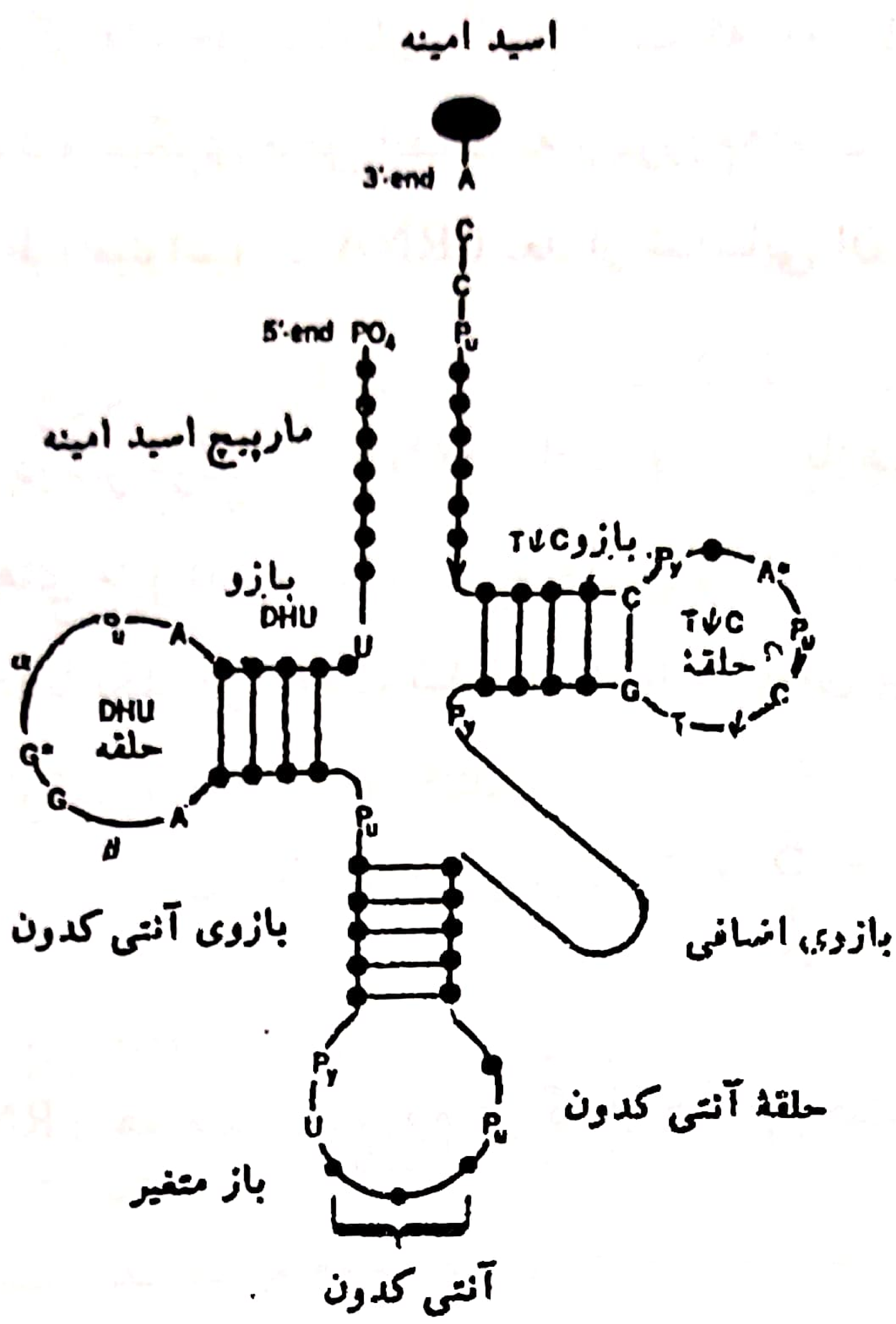
این نوع RNA توسط یک‌سری واکنش‌های آنزیمی و با استفاده از DNAی کروموزومی به‌عنوان الگو ساخته می‌شود و این عمل را اصطلاحاً نسخه‌برداری گویند. بازهای موجود در این RNA مکمل بازهای قسمتی از یک رشته‌ی مارپیچ دوتایی (دوگانه‌ی) DNAی الگو هستند. مقدار ناچیزی از RNAی پیک و میتوکندری و کلروپلاست تهیه می‌شود که با RNAی پیک فوق تفاوت دارد. RNAی پیک، پس از ساخته شدن، از هسته خارج و وارد سیتوپلاسم می‌شود و سپس برای سنتز پروتئین‌ها به ریبوزوم‌ها

منتقل می‌گردد. هر یک از مولکول‌های RNAی پیک حامل رمز ژنتیکی (کد)[1] برای سنتز یک یا چند نوع پروتئین است. در ترتیب نوکلئوتیدهای RNAی پیک، هر سه نوکلئوتید مجاور بیانگر رمز یک اسیدآمینه است. بدین‌ترتیب مشاهده می‌شود که هر یاخته محتوی صدها نوع RNAی پیک با اشکال و وزن‌های متفاوت است.

RNAی ناقل

این نوع RNAها مولکول‌های کوچکی هستند که به‌عنوان ناقل اسیدهای آمینه در ستیوپلاسم فعالیت می‌کنند. هر اسیدآمینه حداقل دارای یک tRNAی ویژه‌ی خود است، ولی برخی از این اسیدآمینه‌ها ممکن است دو یا چند tRNA داشته باشد. مثلاً در یاخته‌های مخمر، برای اسیدهای امینه‌ی لوسین و سرین‌پنج نوع و برای گلیسین و لیزین چهار نوع tRNA وجود دارند. علاوه بر چهار باز اصلی پورین و پیریمیدین، اسیدهای ریبونوکلئیک ناقل دارای تعداد فراوانی بازهای غیرمعمولی و کمیاب نیز هستند. RNAی ناقل دارای ساختار سه بعدی است. حدود ۶۰٪ تا ۷۰٪ ساختار آن به علت خم‌شدن رشته بر روی خود و تشکیل بازهای مکمل، به‌صورت مارپیچ دوتایی درآمده و به نظر می‌رسد که این نوع ساختار برای فعالیت زیستی آن نیز از بین خواهد رفت. هرچند که RNAهای ناقل مختلف دارای تعدادی نوکلئوتیدهای متفاوت هستند، ولی ساختار تمامی آنها همانند برگ شبدر، است. این شکل باعث می‌شود که تعداد بازهای جفت شده‌ی این مولکول به حداکثر خود برسد. RNAهای ناقل معمولاً دارای چهار بازو هستند ولی بعضی از آنها که تعداد بازهایشان بیشتر است توانایی تشکیل بازوی پنجمی را نیز دارند (شکل ۱۰-۱۲).

1. code



شکل ۱۰-۱۲. ساختار کلی RNAی ناقل

تمام RNAهای ناقل دارای ردیف بازهای C-C-A- در انتهای ۳َ یعنی: انتهای پذیرنده‌ی اسیدامینه‌ی خود هستند. در بازوی $T\psi$ C، یک مولکول پسودویورید[۱] و در بازوی DHU یک مولکول دی‌هیدرویوریدین وجود دارد. بازوی آنتی‌کدون[۲] دارای سه نوکلئوزید متوالی یا سه گانه است که برای هر یک از اسیدهای آمینه متفاوت بوده و ویژه‌ی همان اسیدآمینه است. این سه نوکلئوتید متوالی یا سه گانه را آنتی‌کدون گویند که مکمل سه نوکلئوزید متوالی کدن یا رمز سه‌گانه‌ی موجود در RNAی پیک است. از سه بازآنتی‌کدون، معمولاً دو باز اول بازهای اصلی و مشخص‌کننده‌ی نوع اسیدآمینه هستند. درحالی‌که سومین باز، که در انتهای ۵ واقع شده، ممکن است متفاوت بوده و نقش چندان مهمی نداشته باشد. این باز را باز متغیر نامند.

RNAی ناقل، علاوه بر ویژگی‌های فوق، باید حداقل دارای دو ویژگی دیگر نیز

1. pseudouridin
2. anticodon

باشد. یکی از این ویژگی‌ها محل شناسایی آنزیم است که به‌وسیله‌ی آن آنزیم را شناخته و به آن متصل می‌شود و دیگری محل اتصال به ریبوزوم‌هاست که مجموعه‌ی اسیدامینه با RNAی ناقل مربوط (امینواسیل ـ tRNA) بعد از شناسایی آن بر روی ریبوزوم قرار می‌گیرد.

از ویژگی‌های دیگر مولکول RNAی ناقل وجود بازهای کمیاب است که معمولی‌ترین آنها بازهای متیل‌دار هستند. این بازها می‌توانند باعث تشکیل بازوها شده و یا از جفت شدن بازها با یکدیگر، جفت شدن بازها با RNAی پیک و بالاخره هیدرولیز RNAی ناقل توسط نوکلئازها جلوگیری کنند.

RNAی ریبوزومی

درباره‌ی این نوع RNA و همچنین ریبوزوم در گفتار هشتم بحث شده است.

خودآزمایی ۱۰-۴

۱. ترکیباتی را که در سنتز پروتئین شرکت دارند نام ببرید.

۲. آیا سنتز RNA از روی یک رشته است؟ اگر پاسخ مثبت است، کدام رشته؟ آن را توضیح دهید.

۳. نقش RNA پلیمراز «۳» چیست؟

۴. ناحیه‌ی بروموتور در کجا قرار دارد، چه عاملی باعث تشخیص آنها می‌شود و محل این عامل کجاست؟

۵. انتهای پذیرنده‌ی اسیدامینه در تمام RNAها چه بازهایی هستند؟

۶. آنتی‌کدون در tRNA چیست و چه نقشی دارد؟

۷. مجموعه‌ی اسیدامینه و tRNAی مربوط به آن را چه می‌گویند؟

مراحل سنتز پروتئین

سنتز پروتئین در سه مرحله انجام می‌گیرد: ۱. آغاز سنتز[1]، ۲. دراز شدن زنجیره[2]،

1. chain initiation
2. chain elongation

۳. پایان زنجیره[۱].

۱. آغاز سنتز

سنتز پروتئین با کدون‌های آغازگر مستقر در RNAی پیک شروع می‌شود. عمومی‌ترین کدون‌های[۲] آغازگر Aug (میتونین) است. کدون‌های آغازگر در باکتری‌ها نوع ویژه‌ای از میتونین را، که فرمیل متیونین[۳] نامیده می‌شود، به رمز درمی‌آورند. این اسیدامینه نظیر میتونین است، با این تفاوت که

یک گروه فرمیل، یعنی $-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-H$ به اتم نیتروژن آن متصل است.

دست‌کم سه عامل شروع پروتئین‌سازی (یعنی IF3, IF2, IF1)، که به جزء کوچک ریبوزوم پیوسته‌اند، کدون آغازگر را هنگام اتصال این جزء به mRNA شناسایی می‌کنند. سپس جزء بزرگ ریبوزوم به این مجموعه می‌پیوندد، به‌طوری که RNAی پیک در شیار حدفاصل این دو بخش ریبوزوم قرار می‌گیرد. نخستین برخورد مجموعه‌ی مولکولی امینواسیل ـ tRNA با mRNA در جایگاه P (پپتیدیل[۴]) ریبوزوم بدین‌ترتیب صورت می‌گیرد که آنتی‌کدون هر نوع RNAی ناقل، کدون مکمل خود را روی مولکول RNAی پیک تشخیص می‌دهد و با آن پیوند برقرار می‌کند. این امر هنگامی انجام‌پذیر است که عامل IF3 به جزء کوچک ریبوزوم متصل می‌شود. سپس این جزء از ریبوزوم به طرفی از مولکول RNAی پیک متصل می‌گردد که شامل نخستین رمز نسخه‌برداری شده‌ی سنتز پروتئین است. به‌عبارت دیگر، RNAی پیک در روی آن‌طوری قرار می‌گیرد که رمز AuG در جایگاه P ریبوزوم قرار گیرد. در این هنگام، عامل IF3 رها می‌شود. کدون‌های آغازگر همیشه در همین طرف RNAی پیک قرار دارند. معمولاً نخستین مولکول امینواسیل tRNA که به این محل ریبوزوم می‌پیوندد، میتونین ـ tRNA (در پروکاریوت‌ها فرمیل میتونین ـ tRNA) است، زیرا

---

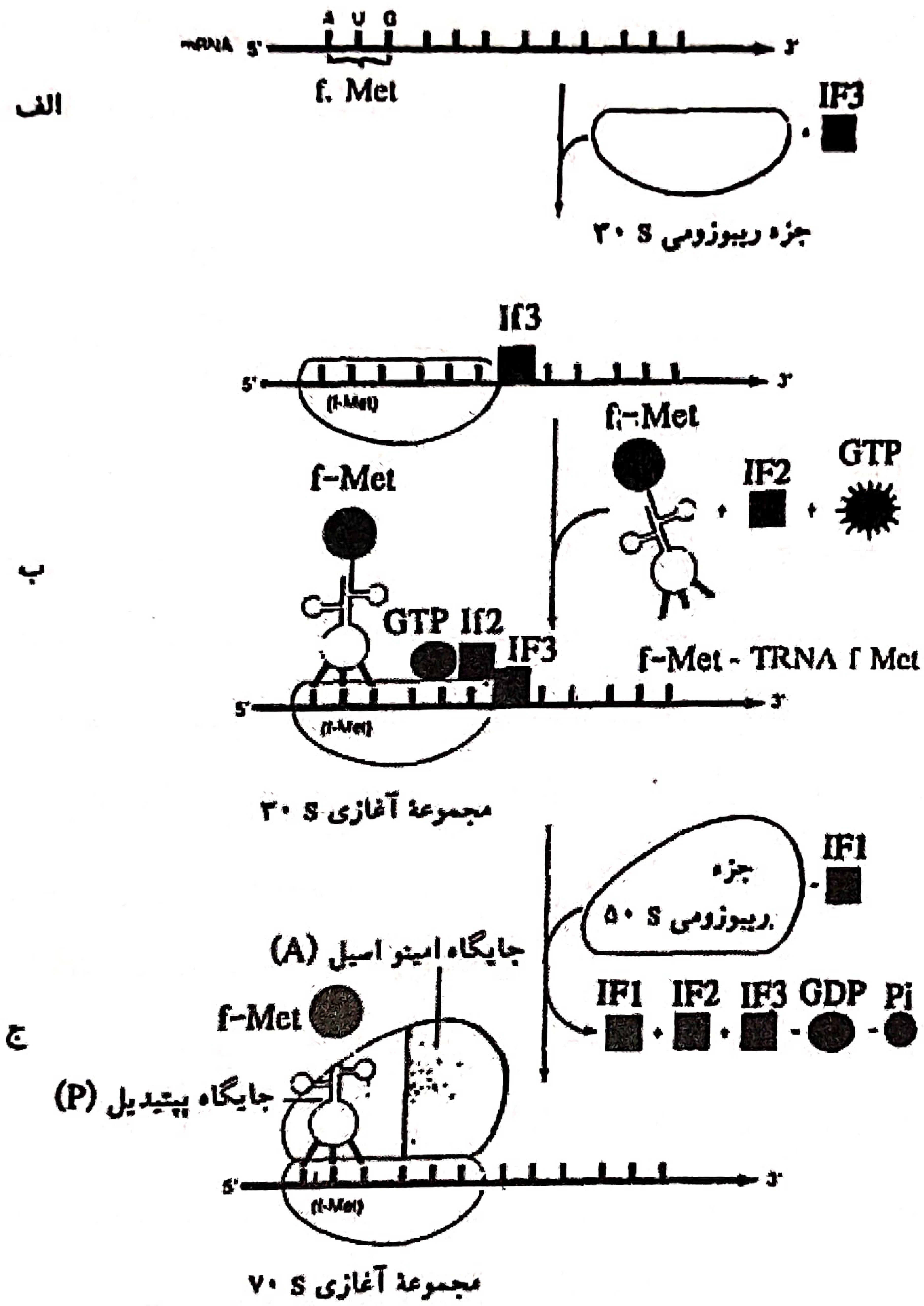
1. chain termination

۲. زبان حیات از ۴ حرف الفبا (G, T, G, A) تشکیل شده است. این ۴ حرف، ۴ نوکلئوتید را در مولکول DNA می‌سازند که هر سه‌تای آنها یک کدن (Codon) را تشکیل می‌دهد. مجموعه‌ی کدن‌ها، کد ژنتیکی را به‌وجود می‌آورد.

3. formyl methionine

4. peptidyl

آنتی‌کدون این مولکول UAG و مکمل کدون آغازگر AUG است (شکل ۱۰-۱۳). در این مرحله، عامل IF2 و GTP به میتونین tRNA متصل شده، سپس این مجموعه به جزء کوچک ریبوزوم که حامل mRNA نیز هست، انتقال می‌یابد. در این حالت، جزء بزرگ ریبوزوم به این مجموعه متصل می‌شود.



شکل ۱۰-۱۳. مجموعه‌ی آغازی به‌عنوان پیش‌نیاز سنتز پروتئین در پروکاریوت‌ها: الف) تشکیل مجموعه‌ی آغازی بین یک مولکول mRNA و یک جزء ۳۰S ریبوزومی توسط عامل IF3، ب) برای تشکیل یک مجموعه‌ی ۳۰S، یک مولکول فرمیل میتونین - tRNA اضافه می‌شود. این روند به اتصال IF2 و یک مولکول GTP نیاز دارد، ج) اتصال جزء ۵۰S ریبوزومی به مجموعه‌ی ۳۰S، توسط IF1 و هیدرولیز GTP که در مرحله‌ی قبل پیوند شده بود انجام می‌گیرد. نتیجه‌ی این مراحل، استقرار مجموعه‌ی آغازی ۷۰S با فرمیل متیونین tRNA در محل پپتیدیل (P) و در دسترس قرار گرفتن محل امینواسیل (A) برای آمینواسیل tRNAی بعدی است.

۲. دراز شدن زنجیره

در این مرحله، اسیدهای آمینه یکی بعد از دیگری به‌وسیله‌ی RNAهای ناقل ویژه‌ی خود بر روی ریبوزوم منتقل می‌شوند و به‌وسیله‌ی پیوندهای پپتیدی به یکدیگر متصل می‌گردند. این فرایند را دراز شدن زنجیره گویند.

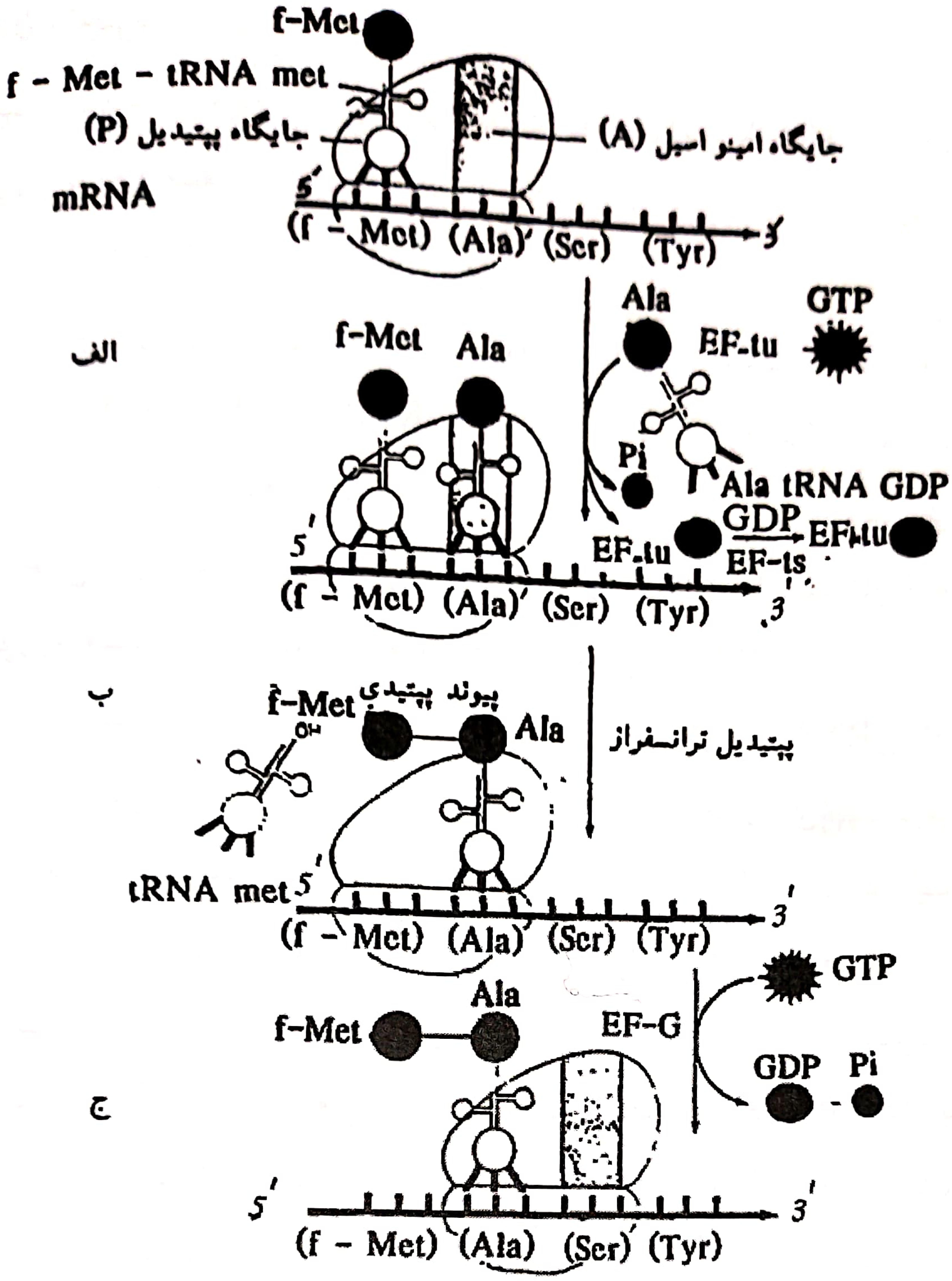
دومین محل در روی ریبوزوم، جایگاه A (امینواسیل) است که بعد از جایگاه P قرار دارد. جایگاه A می‌تواند یک RNAی ناقل دارای آنتی‌کدون مناسب را بپذیرد. در مرحله‌ی بعد، بین دو اسیدامینه که در جایگاه‌های P , A قرار دارند، پیوند پپتیدی برقرار می‌شود. این عمل به‌وسیله‌ی آنزیم پپتیدیل ترانسفراز یا پپتیدیل سنتتاز که به جزء بزرگ‌تر ریبوزوم متصل می‌شود، تسریع می‌گردد (شکل ۱۰-۱۴).

متیونین در طی تشکیل پیوند پپتیدی با دومین اسیدامینه، از RNAی ناقل خود در ناحیه‌ی P جدا می‌شود و به‌صورت نخستین اسیدامینه‌ی مولکول دی‌پپتید درمی‌آید که به دومین اسیدامینه (این اسیدامینه به tRNA پیوسته است) متصل است. در این حالت، tRNAی جدا شده از میتونین که هنوز در جایگاه P قرار دارد، ریبوزوم را ترک می‌کند و به سیتوپلاسم می‌رود و در آنجا RNAی ناقل می‌تواند به مولکول متیونین دیگری متصل شود. سپس tRNA، که حامل دی‌پپتید است، به موضع خالی P منتقل یا جابه‌جا[1] می‌شود و ریبوزوم به اندازه‌ی سه نوکلئوتید روی مولکول mRNA تغییر مکان می‌دهد. این جابه‌جایی و تقریباً هر نوع حرکت مولکول‌ها و ریبوزوم‌ها باید به‌وسیله‌ی آنزیم‌ها تسریع شود و بیشتر این حرکات به انرژی نیاز دارند، درحالی‌که زنجیر پلی‌پپتیدی تشکیل می‌شود، به‌تدریج روی خود می‌پیچد و وضعیت سه‌بعدی پیدا می‌کند. این روند به همین ترتیب پیش می‌رود تا ریبوزوم به رمزپایانی در روی mRNA برسد.

۳. پایان یافتن زنجیره

ریبوزوم چگونه می‌داند که ساختن یک مولکول پروتئین را باید در کجا پایان دهد؟ بر اساس مطالعات انجام شده، سه نوع کدون (UAA, UAG, UGA) در پایان یافتن زنجیر پروتئین نقش مهمی را ایفا می‌کنند. از آنجا که این کدون‌ها هیچ اسیدآمینه‌ای را

1. translocate



شکل ۱۰-۱۴. دراز شدن زنجیر پلی‌پپتیدی: دراز شدن زنجیر هنگام سنتز پروتئین به حضور مولکول پپتیدیل ـ tRNA (یا، در اولین مرحله، یک فرمیل ـ متیونین ـ tRNA) در جایگاه (P) نیاز دارد. الف) دراز شدن زنجیر با ورود امینواسیل tRNAی صحیح در جایگاه امینواسیل (A) آغاز می‌شود. این مرحله به عوامل درازکننده و هیدرولیز یک مولکول GTP نیاز دارد، ب) سپس پیوند پپتیدی بین گروه کربوکسیل اسیدامینه‌ی انتهایی در جایگاه پپتیدی و گروه امینی اسیدامینه‌ای که جدیداً وارد شده در جایگاه امینواسیل توسط آنزیم ترانسفراز تشکیل می‌گردد. ج) زنجیر دراز شده‌ی پپتیدی از جایگاه امینواسیل (A) به جایگاه پپتیدی منتقل می‌شود و جایگاه امینواسیل (A) را برای ورود اسیدامینه‌ی دیگر ترک می‌کند. این مرحله به عوامل درازکننده و هیدرولیز دومین مولکول GTP نیاز دارد. این سلسله رویدادها برای هر اسیدآمینه‌ای که اضافه می‌شود، تکرار می‌گردد.

تشخیص نمی‌دهند، هرگاه دستگاه پروتئین‌سازی یکی از این کدون‌ها را بخواند، سنتز پروتئین متوقف می‌شود. عواملی که در پایان یافتن سنتز پروتئین شرکت دارند، «عوامل آزادکننده»[1] (R_1 , R_2) نامیده می‌شوند. اتصال این عوامل به رمزهای پایانی باعث می‌شود که آنزیم پپتیدیل ترانسفراز به جای ایجاد پیوند پپتیدی به انتهای زنجیر منتقل شود و زنجیره آزاد گردد.

معمولاً یک مولکول RNAی پیک را تعداد زیادی ریبوزوم به‌طور همزمان می‌خوانند. بدین معنی که به محض دور شدن ریبوزوم قبلی از کدون آغازگر یا AUG، ریبوزوم دیگری به mRNA می‌پیوندد. یک مولکول mRNA می‌تواند تا حدود صد ریبوزوم را که همه‌ی آنها مشغول سنتز پروتئین‌های همانند هستند، با خود حمل کند. بدین‌ترتیب کارایی سنتز پروتئین افزایش می‌یابد.

خودآزمایی ۱۰-۵

۱. کدون‌های آغازکننده در سنتز پروتئین را نام ببرید.

۲. عوامل آغازکننده‌ی سنتز پروتئین را نام ببرید و نقش کلی آنها را بنویسید.

۳. منظور از دو جایگاه P, A در روی ریبوزوم چیست؟ نقش این دو جایگاه را شرح دهید.

۴. نقش آنزیم پپتیدیل ترانسفراز یا پپتیدیل سنتتاز را بیان کنید.

۵. کدون‌هایی را که در پایان یافتن زنجیر پروتئین نقش دارند نام ببرید.

۶. عوامل آزادکننده کدام‌اند و نقش آنها چیست؟

خلاصه‌ی مطالب گفتار دهم

همانندسازی DNA به‌صورت نیم‌حفاظتی و همچنین به‌صورت قطعات گسسته در جهت ´۳ ← ´۵ در هر دو رشته است. واحد همانندسازی را که دارای یک مبدأ و یک نقطه‌ی پایان است، رپلیکون گویند. آنزیم اصلی که همانندسازی را انجام می‌دهد. DNA پلیمراز «۳» است.

1. releasing factor

سه نوع آنزیم پلیمراز وجود دارد: پلیمراز «۱» مسئول پرکردن فواصل در DNA و همچنین تعمیر DNA است. پلیمراز «۲» نقش اگزونوکلئاز را ایفا می‌کند و پلیمراز «۳» مسئول همانندسازی DNA است.

برای آغاز همانندسازی، به رشته‌های کوتاهی از RNAی آغازگر (که مکمل قطعاتی از DAN است). نیاز است. آنزیم RNA پلیمراز سنتز این RNA را تسریع می‌کند. سپس دو رشته‌ی DNA توسط آنزیم بازکننده و پروتئین‌های دیگر از هم باز می‌شوند و DNA پلیمراز (۳) به انتهای ۳َ RNAی آغازگر می‌چسبد و نوکلئوتیدها را در جهت ۳َ ← ۵َ اضافه می‌کند. DNA پلیمراز «۳» قطعاتی از DNA، به‌نام قطعات اوکازاکی، را تشکیل می‌دهد. فواصل بین این قطعات به‌وسیله‌ی DNA پلیمراز «۱» پر می‌شود و قطعات مذکور به کمک DNA لیگاز به‌یکدیگر متصل می‌گردند. رشته‌ای را که همانندسازی روی آن از ۳َ ← ۵َ انجام می‌گیرد رشته‌ی هدایت شده و رشته‌ی مکمل آن را رشته‌ی تأخیری گویند.

هنگامی که رشته‌ها کامل شدند، ابتدا RNAی آغازکننده قطع می‌شود و سپس DNAی الگو به‌وسیله‌ی DNA پلیمراز «۱» برداشته می‌شود (این آنزیم توانایی فعالیت اگزونوکلئاز را در جهت ۳َ ← ۵َ دارد. سپس این آنزیم فواصل بین DNA را پر می‌کند و آنزیم دیگری به‌نام DNA لیگاز انتهاهای شکسته را در دو زنجیر DNA به هم متصل می‌سازد. این آنزیم برای فعالیت خود در اشریشیاکولی به NAD و در یوکاریوت‌ها به ATP نیاز دارد.

پلاسمیدها حلقه‌های کوچکی از DNA هستند که در باکتری‌ها وجود دارند و جزء گونوفور باکتری محسوب نمی‌شوند. بعضی از این عناصر به‌عنوان عوامل لقاح عمل می‌کنند.

طرح همانندسازی در یوکاریوت‌ها همانند پروکاریوت‌هاست و فقط در جزئیات با هم تفاوت دارند. از آنجا که یوکاریوت‌ها نسبت به پروکاریوت‌ها مقدار بیشتری DNA دارند لذا، برخلاف پروکاریوت‌ها (که دارای یک رپلیکون هستند) رپلیکون‌های فراوانی دارند، در یوکاریوت‌ها، نوکلئوزوم به دو نیمه‌ی مشخص همراه با DNA ای که بخشی از آن باز شده تقسیم می‌گردد و بدین‌سان همانندسازی شروع می‌شود. هر

نوکلئوزوم جدید از دو نیمه تشکیل می‌شود که یکی قدیمی و دیگری جدید است.

اطلاعات ارثی از DNA به مولکول پروتئین منتقل می‌شوند. مهم‌ترین ترکیباتی که در سنتز پروتئین شرکت نمی‌کنند عبارت‌اند از: انواع RNA، ریبوزوم‌ها، اسیدهای امینه، آنزیم‌ها، کوآنزیم‌ها و همچنین انرژی.

سنتز RNA را از روی یکی از رشته‌های DNA، نسخه‌برداری گویند. این عمل توسط RNA پلیمراز صورت می‌گیرد. بخشی از این آنزیم «به نام عامل، سیگما» محل اتصال آنزیم به DNA (به نام پروموتور) را روی DNA شناسایی می‌کند. سپس عامل سیگما جداشده و سنتز RNA توسط بخش باقی‌مانده‌ی آنزیم صورت می‌گیرد تا هنگامی که آنزیم به ناحیه‌ی پایان نسخه‌برداری برسد.

RNA به سه صورت: پیک، ناقل و ریبوزومی وجود دارد. در ترتیب نوکلئوتیدهای RNAی پیک، هر سه نوکلئوتید مجاور بیانگر رمز یک اسیدامینه است این مجموعه را کدون می‌نامند. ساختار تمامی RNAهای ناقل همانند برگ شبدر است که چهار بازو دارد. تمام RNAهای ناقل در انتهای پذیرنده‌ی اسیدامینه‌ی خود (انتهای ´۳) دارای بازهای C-C-A- هستند. بازوی آنتی‌کدون دارای سه نوکلئوزید متوالی یا سه‌گانه است که مکمل سه نوکلئوزید متوالی کدن موجود در RNAی پیک است. نقش RNAی ناقل انتقال اسیدامینه از سیتوپلاسم به‌دستگاه سنتز پروتئین است. مجموعه‌ی اسیدامینه با RNAی ناقل مربوط را امینواسیل tRNA گویند.

سنتز پروتئین در سه مرحله صورت می‌گیرد: ۱. مرحله‌ی آغاز سنتز، که توسط کدون‌های آغازگر (متیونین در یوکاریوت‌ها و فرمیل متیونین در باکتری‌ها) شروع می‌شود. عوامل آغازگر سنتز پروتئین (IF3, IF2, IF1) اتصال سستی را با جزء کوچک ریبوزوم برقرار می‌کنند، و با اتصال به جزء بزرگ آزاد می‌شوند. ۲. مرحله‌ی دراز شدن زنجیره، که در آن امینواسیل tRNA به جایگاه امینواسیل (A) ریبوزوم، که بعد از جایگاه پپتیدیل (P) قرار دارد، وارد می‌شود و سپس با ایجاد پیوند پپتیدی (توسط آنزیم پپتیدیل ترانسفراز) در جایگاه‌های A , P و ادامه‌ی این عمل با وارد شدن اسیدهای آمینه یکی بعد از دیگری، در جایگاه A سنتز پروتئین پیش می‌رود تا به نقطه‌ی پایانی برسد ۳. مرحله‌ی پایان یافتن زنجیر، که در آن سه نوع کدن UUA , UAG , UGA نقش

دارند، عواملی که در این روند دخالت دارند عوامل آزادکننده نامیده می‌شوند. این عوامل باعث آزاد شدن پروتئین می‌گردند.

خودآزمایی کلی گفتار دهم

۱. چند نوع DNA پلیمراز وجود دارد؟ نقش هر یک را بیان کنید.

۲. همانندسازی DNA (مراحل آغاز و دراز شدن) را به طریق نیم‌حفاظتی شرح دهید.

۳. مکانیسم ختم همانندسازی را بیان کنید.

۴. سنتز RNA در چند مرحله صورت می‌گیرد؟ آن را کاملاً توضیح دهید.

۵. سنتز پروتئین را به اختصار ولی به‌طور کامل شرح دهید.

گفتار یازدهم

چرخه‌ی یاخته‌ای، تولیدمثل

پیشگفتار

زندگی یاخته‌ها در دو مرحله‌ی متوالی به‌صورت یک چرخه، به‌نام چرخه‌ی یاخته‌ای، تکرار می‌شود. تقسیم یا تولیدمثل یاخته یکی از این مراحل است. مسئله مهم در تقسیم یاخته، تقسیم مساوی ماده‌ی ژنتیکی بین دو یاخته‌ی دختر است. باکتری‌ها این مسئله را با همانندسازی DNAی منفرد و تقسیم دوتایی یاخته حل کرده‌اند. یوکاریوت‌ها، از لحاظ ساختار ژنوم پیچیده‌ترند و تقسیم یاخته‌ای پیچیده‌تری به‌نام میتوز دارند. در میتوز، ریزلوله‌ها به هر کروموزوم همانندسازی شده متصل می‌شوند و کروموزوم‌های خواهر را به قطب‌های مخالف یاخته می‌کشانند. هنگامی که توزیع مجدد مواد کروموزومی کامل شد، یاخته تقسیم می‌گردد. در یوکاریوت‌ها، علاوه بر تقسیم میتوز، تقسیم دیگری به‌نام میوز وجود دارد که به تشکیل گامت‌های جنسی با کروموزوم‌های هاپلوئید می‌انجامد.

در این گفتار، ابتدا درباره‌ی تقسیم ماده‌ی باکتری‌ها بحث می‌کنیم، سپس روند تقسیم پیچیده‌تر یوکاریوت‌ها را جزء به جزء بررسی کرده و به دنبال آن گامت‌زایی را شرح خواهیم داد.

هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از: آشنایی با مفهوم چرخه‌ی یاخته‌ای و دو نوع تقسیم میتوز و میوز می‌باشد.

برای دستیابی به هدف آموزشی کلی فوق، باید به هدف‌های آموزشی جزئی زیر دست یابید، یعنی بتوانید:

۱. چرخه‌ی یاخته‌ای را تعریف کنید و مراحل آن را در یاخته‌های پروکاریوت و یوکاریوت با یکدیگر مقایسه نمایید.

۲. رویدادهای مهمی را که طی انترفاز در یاخته رخ می‌دهند بیان کنید و نقش آنها را در جریان میتوز توضیح دهید.
۳. جزئیات رویدادهای مراحل پروفاز، متافاز، آنافاز و تلوفاز در تقسیم میتوز را بیان کنید و این رویدادها را در یاخته‌های گیاهی و جانوری، پروکاریوت با یکدیگر مقایسه کنید.
۴. اشکال مختلف تقسیم سیتوپلاسمی را توضیح دهید و چگونگی انجام آن در یاخته‌های جانوری و گیاهی را با یکدیگر مقایسه کنید.
۵. زمان تقسیم در گروه‌های باکتری‌ها، جانوران خونسرد و پستانداران را بیان کنید.
۶. نمونه‌هایی از اشکال ساده‌تر تقسیم یاخته‌ای در یوکاریوت‌ها را شرح دهید و تفاوت‌های آنها را با مواد پیچیده‌تر بیان کنید.
۷. اشکال مختلف تولیدمثل جنسی در یاخته‌های پروکاریوت و یوکاریوت را شرح دهید و چگونگی آن را در این یاخته‌ها با یکدیگر مقایسه کنید.
۸ مراحل مختلف تقسیم میوز و نتیجه حاصل و اهمیت این تقسیم را بیان کنید.
۹. مراحل و نتایج حاصل از دو تقسیم میتوز و میوز را با یکدیگر مقایسه کنید.
۱۰. روند اسپرم‌زایی و شکل‌گیری و بلوغ اسپرماتوزوئید را شرح دهید.
۱۱. روند تخمک‌زایی و بلوغ تخمک را شرح دهید و تشابهات و تفاوت‌های اسپرم‌زایی و تخمک‌زایی را با یکدیگر مقایسه کنید.
۱۲. ضرورت پدیده‌ی لقاح و چگونگی انجام آن را توضیح دهید.
۱۳. واژه‌های و اصطلاحات زیر را تعریف کنید و آنها را در توضیح چرخه‌ی یاخته‌ای و تولیدمثل به‌درستی به‌کار ببرید:

صفحه‌ی یاخته‌ای، سیتوکینز، صفحه‌ی استوایی، میوسیت، سیناپس کروموزومی، جورگامت، ناجورگامت، کراسینگ‌اور، گامت‌زایی، اسپرم‌زایی.

چرخه‌ی یاخته‌ای

دوره‌ی زندگی یک یاخته از هنگام شکل‌گیری تا پایان تقسیم آن را «چرخه‌ی یاخته‌ای»[۱] گویند. چرخه‌ی یاخته‌ای یعنی زمان رشد یاخته که طی آن هسته و سیتوپلاسم رشد

1. cell cycle

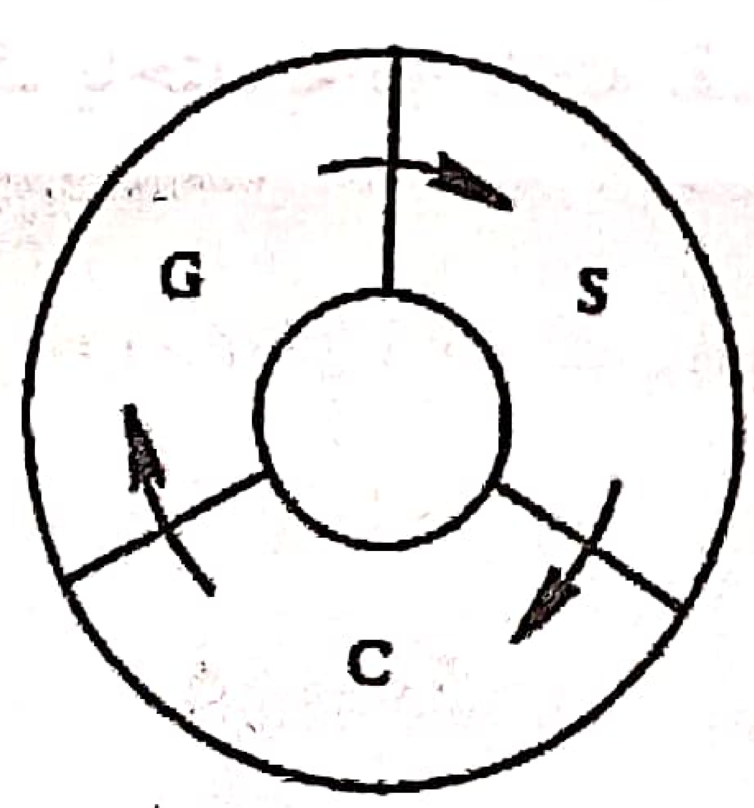
می‌کنند. این چرخه نتیجه‌ای است از دو پدیده‌ی متناوب و پیاپی که در زندگی یاخته رخ می‌دهند. این دو پدیده عبارت‌اند از:

۱. دوبرابر شدن همه‌ی مواد یاخته‌ای که در مرحله‌ی انترفاز انجام می‌گیرد.

۲. تقسیم، یعنی قسمت شدن این مواد بین دو یاخته‌ی همسان (یاخته‌های دختر) که همانند یاخته‌ی اولیه، یعنی یاخته‌ی مادر هستند.

۱. چرخه‌ی یاخته‌ای در پروکاریوت‌ها

روند زندگی یاخته در پروکاریوت‌ها می‌تواند به‌عنوان چرخه‌ای ساده مطرح شود. در چنین بیانی می‌توان مراحل متفاوت زندگی یاخته را با علایم نمادی نامگذاری کرد: مرحله‌ی رشد با G[1]؛ مرحله‌ای که ژنوم جدید ساخته می‌شود با S[2] و مرحله‌ی تقسیم سیتوپلاسم با C[3] علامت‌گذاری می‌شود. لذا این روند به‌صورت طرح زیر است:



یا به‌صورت ساده‌تر $G \rightarrow S \rightarrow C$

باید توجه داشت که مراحل مختلف زندگی یا چرخه‌ی یاخته‌ای کاملاً به یکدیگر پیوسته‌اند و جدایی‌ناپذیرند و ما صرفاً برای روشن‌تر شدن جزئیات این چرخه آن را به‌طور مصنوعی به مراحلی تقسیم کرده‌ایم.

تقسیم یاخته در باکتری‌ها

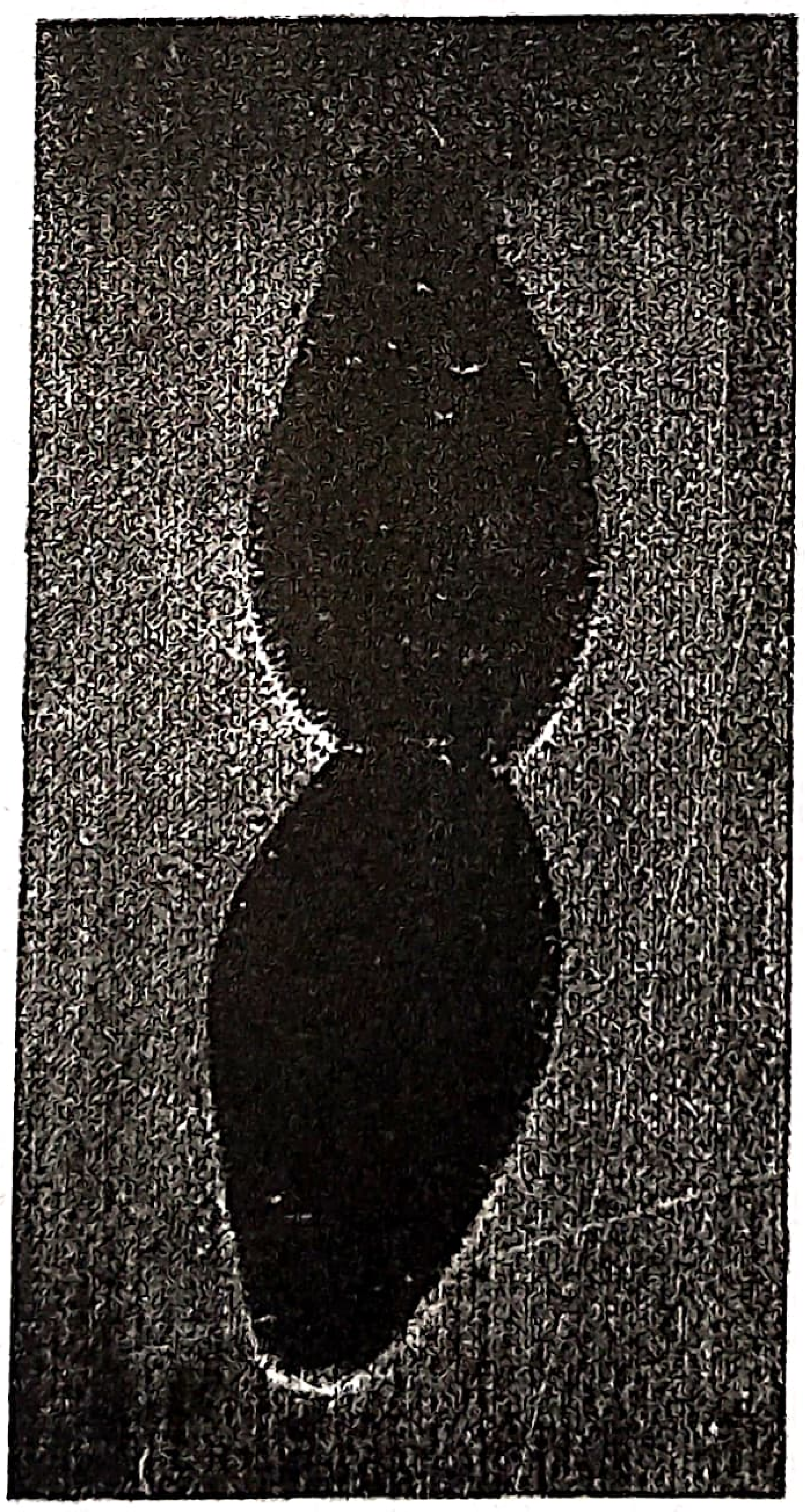
روند تقسیم در باکتری‌ها و بسیاری از آغازیان ساده است، و هیچ دلیلی وجود ندارد که گمان رود در طول زمان و هنگام تکوین این گروه، تغییرات چشم‌گیری در این پدیده صورت گرفته باشد. در باکتری‌ها، اطلاعات ژنتیکی یا ژنوم، به‌صورت DNAی حلقوی

---

1. gap
2. synthesis
3. cytokinesis

دورشته‌ای است که به نقطه‌ای در سطح درونی غشای یاخته چسبیده است. در ابتدای زندگی یاخته، دومین نسخه از DNA ساخته می‌شود (یا به عبارت دیگر همانندسازی صورت می‌گیرد).

هنگامی که رشد باکتری به اندازه‌ی مناسبی رسید، یاخته تقسیم می‌شود (تقسیم دوتایی[1]) و دو یاخته‌ی مساوی یا تقریباً مساوی به‌وجود می‌آیند. ابتدا غشای جدید پلاسمایی و مواد دیواره‌ی یاخته در محل تماس بین دو ژنوم دختر به‌وجود می‌آید. به‌تدریج که ماده‌ی جدید به محل تماس اضافه می‌شود، غشای پلاسمایی در حال رشد به سمت درونی فشار می‌آورد و یاخته به شدت فشرده شده و به دو بخش تقسیم می‌گردد (شکل ۱۱-۱). شروع فشردگی در محل تماس غشایی دو ژنوم دختر این اطمینان را می‌دهد که هر یاخته‌ی جدید محتوی یکی از ژنوم‌های معین خواهد بود. سرانجام فرورفتگی غشا به مرکز یاخته می‌رسد و یاخته را به دو بخش تقسیم می‌کند. دیواره‌ی جدید یاخته‌ای در پیرامون غشای جدید به‌وجود می‌آید و یک یاخته، به دو یاخته تقسیم می‌شود.



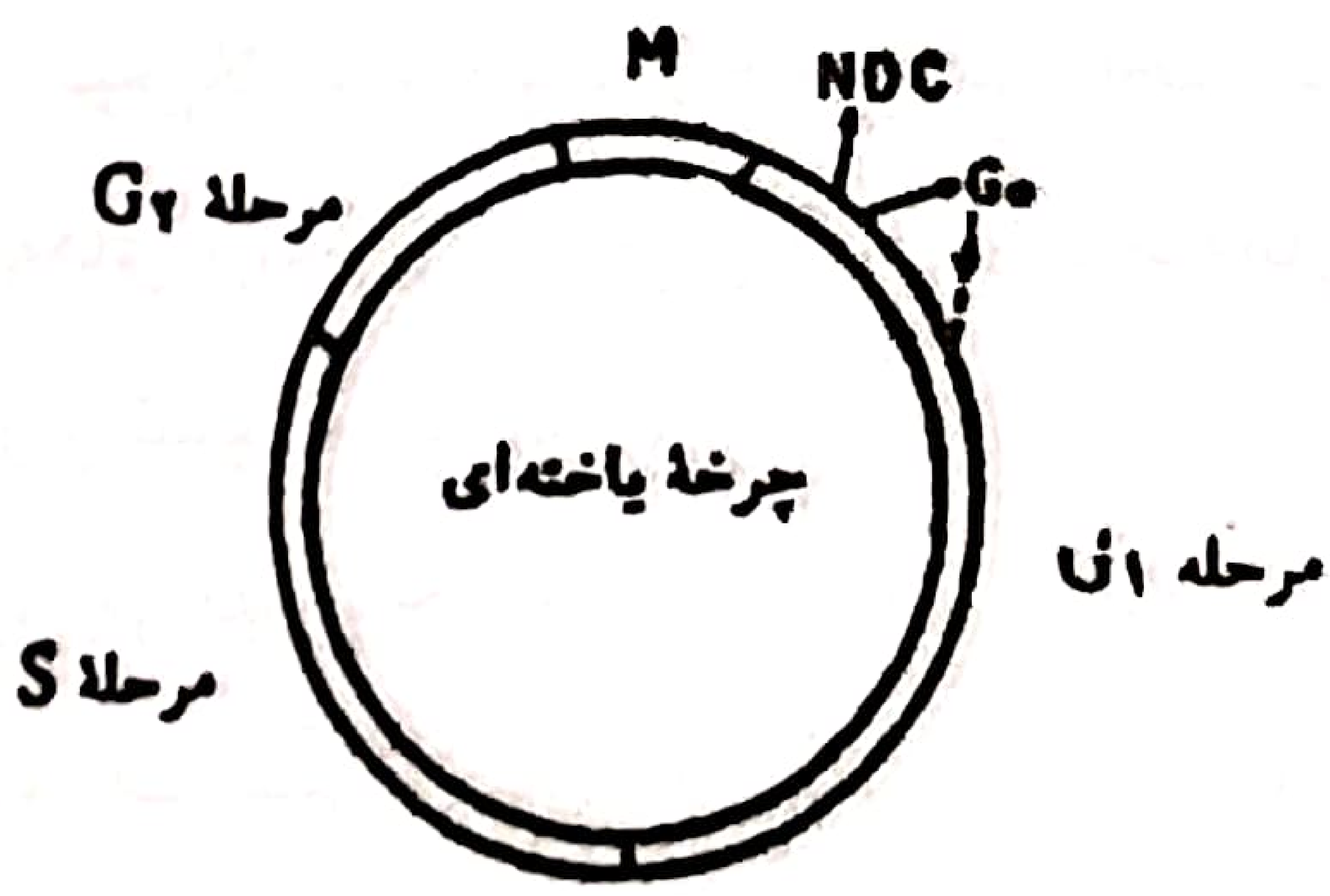
شکل ۱۱-۱. باکتری‌ها و بسیاری از آغازیان، همانند این پارامسی، به روش تقسیم ساده‌ی دوتایی تقسیم می‌شوند.

---
1. Binary fission

۲. چرخه‌ی یاخته‌ای در یوکاریوت‌ها

چرخه‌ی یاخته‌ای یک یاخته‌ی یوکاریوت شامل دو مرحله‌ی انترفاز و تقسیم (شکل ۱۱-۲) است. در بیشتر یاخته‌های یوکاریوت، روند حقیقی تقسیم یاخته کمتر از یک‌ساعت طول می‌کشد، اما مرحله انترفاز به زمان طولانی‌تری نیاز دارد. رویدادهای کلی چرخه‌ی یاخته‌ای تحت کنترل فراورده‌های چند ژنی است که هماهنگی و رویدادهای مختلف را تنظیم می‌کنند.

مرحله‌ای از روند تقسیم را که در آن یاخته تقسیم نمی‌شود انترفاز (بین دو مرحله‌ی تقسیم) نامیده‌اند، و در این مرحله، یاخته خود را برای ورود به مرحله‌ی دیگر تقسیم آماده می‌کند. مرحله‌ی انترفاز شامل سه مرحله است: مرحله‌ی G_1 (مرحله‌ی پیش از سنتز DNA)، S (مرحله‌ی سنتز DNA)، و G_2 (زمان بعد از سنتز DNA). در پایان تقسیم میتوز، بعضی از یاخته‌ها چرخه‌ی یاخته‌ای را ترک می‌کنند و هرگز به آن برنمی‌گردند، درحالی‌که بعضی دیگر غیرفعال (آرام) می‌شوند، و بعد از تحریک، دوباره به چرخه باز می‌گردند (مرحله‌ی Go).



شکل ۱۱-۲. چرخه‌ی یاخته‌ای: مرحله‌ی G1، زمان پیش سنتز DNA؛ مرحله‌ی S، زمان سنتز DNA؛ مرحله‌ی G2، زمان بعد از سنتز DNA؛ NDC، یاخته‌هایی که تقسیم نمی‌شوند و لذا چرخه‌ی یاخته را ترک می‌کنند و هرگز به آن برنمی‌گردند؛ Go یاخته‌های غیرفعال که بعد از تحریک مناسب دوباره به چرخه‌ی یاخته باز می‌گردند.

مرحله‌ی G_1: مرحله‌ی رشد یاخته است که طی آن سنتز RNA و پروتئین فعالانه انجام می‌گیرد و یاخته خود را برای آغاز سنتز DNA آماده می‌کند. این مرحله ۳۰ تا ۵۰٪ از کل چرخه‌ی یاخته‌ای را دربر می‌گیرد. در یاخته‌های پستانداران، این زمان از ۴ تا ۹ ساعت متغیر است.

مرحله‌ی S: زمان سنتز DNA است و ۳۰ تا ۴۰٪ از کل چرخه‌ی یاخته‌ای را شامل می‌شود. این مرحله در یاخته‌های پستانداران ۵ تا ۷ ساعت طول می‌کشد.

مرحله‌ی G_2: زمان بعد از سنتز DNA است. در این مرحله یاخته تدارکات لازم را جهت تفکیک اطلاعات ژنتیکی همانندسازی میتوکندری‌ها و اندامک‌های دیگر، متراکم شدن کرموزوم‌ها و سنتز و تجدید حیات ریزلوله‌ها صورت می‌دهد. این مرحله به انرژی فراوانی نیاز دارد و احتمالاً این نیاز به خاطر آغاز میتوز است. این مرحله ۱۰ تا ۲۰٪ زمان چرخه‌ی یاخته‌ای را تشکیل می‌دهد. مجموعه‌ی سه مرحله G_1، S و G_2 را انترفاز گویند.

مرحله‌ی M: در این مرحله، دستگاه ریزلوله‌ای (دوک تقسیم) تشکیل می‌شود که به کروموزوم‌ها متصل می‌گردند، و کروموزوم‌های خواهر از هم جدا می‌شوند. این مرحله، که میتوز نامیده می‌شود، (شکل ۱۱-۴) مرحله‌ی اساسی در جداشدن دو ژنوم دختر است. مرحله‌ی میتوزی یا M کوتاه‌ترین مرحله است که کمتر از یک‌ساعت طول می‌کشد. وارد شدن یاخته از مرحله‌ی انترفاز به میتوز مستلزم هماهنگی کامل بین رویدادهایی است که در سیتوپلاسم و هسته رخ می‌دهند. اخیراً دو عامل پروتئینی کشف شده‌اند که یکی در یاخته‌های میتوزی و دیگری فقط در یاخته‌های G_1 مشاهده شده‌اند. این عوامل، میتوز را آغاز و تنظیم می‌کند.

مرحله‌ی C: در این مرحله، یاخته به دو یاخته‌ی دختر تقسیم می‌شود. هر یاخته‌ی دختر تقریباً نیمی از محتویات سیتوپلاسمی، از جمله یکی از دو هسته‌ی همانندسازی شده را به‌عنوان میراث دریافت می‌کند. این مرحله را تقسیم یاخته گویند.

در قارچ‌ها و برخی آغازیان، غشای هسته از بین نمی‌رود و میتوز در هسته رخ می‌دهد. هنگامی که میتوز در این موجودات کامل می‌شود، هسته به دو هسته‌ی دختر تقسیم می‌گردد. هنگام تقسیم یاخته، هر هسته به یک یاخته‌ی دختر می‌رود. این تقسیم جداگانه‌ی هسته‌ای از چرخه‌ی یاخته‌ای، در بیشتر آغازیان، گیاهان و جانوران رخ نمی‌دهد. فقدان تقسیم هسته‌ای، به‌عنوان مرحله‌ی جداگانه، سادگی روند کلی را نشان می‌دهد، به این ترتیب که فضای کمتری جهت اشتباه در جداشدن کروموزوم‌ها رخ می‌دهد و دیگر اینکه با ترکیب چند مرحله و تبدیل آنها به یک مرحله، انرژی کمتری

مصرف می‌شود.

دو مرحله‌ی کلی از چرخه‌ی یاخته‌ای یوکاریوت‌ها که توجه زیست‌شناسان را به خود جلب کرده است انترفاز و تقسیم است. مرحله‌ی تقسیم در دو شکل کلی میتوز و میوز صورت می‌گیرد. در دنباله‌ی مطلب به بررسی دقیق‌تر این مراحل می‌پردازیم.

انترفاز (آماده کردن مقدمات)

مرحله‌ی بین دو تقسیم را انترفاز گویند که با مرحله‌ای از رشد و سوخت و ساز فراوان مشخص می‌شود. مدت‌ها این مرحله را مرحله‌ی استراحت یاخته می‌نامیدند، پس از سال‌ها، زیست‌شناسان متوجه شدند که اگرچه یاخته در این مرحله تقسیم نمی‌شود، ولی فرایندهای سوخت و سازی به‌شدت در آن جریان دارد.

قبل از آغاز میتوز چهار رویداد مهم در مرحله‌ی قبل از آن، یعنی انترفاز (که شامل مراحل G_1, S, G_2 است) رخ می‌دهد که همه‌ی آنها برای تکمیل روند موفقیت‌آمیز میتوز بسیار مهم‌اند:

۱. دو سانتریول[1] یاخته‌های جانوری که هر یک نزدیک هسته قرار دارند، همانندسازی می‌کنند و دو جفت سانتریول به‌وجود می‌آورند که هر جفت متشکل از یک سانتریول به اندازه‌ی طبیعی و یک سانتریول کوچک است. یاخته‌های گیاهی و قارچی و تعدادی از آغازیان سانتریول قابل رؤیت ندارند. با این وجود میتوز در همه‌ی اعضای این گروه‌ها همانند جانوران رخ می‌دهد.

۲. یاخته‌ی یوکاریوت مقادیر زیادی توبولین[2] (نوعی پروتئین) می‌سازد که برای ساختن ریزلوله‌ها به‌کار می‌رود. توبولین جدید ساخته می‌شود و مونومرهای اضافی توبولین از بخش‌های دیگر اسکلت یاخته‌ای تخلیص می‌شوند. در این مرحله‌ی بیش از ۱۰٪ پروتئین یاخته را توبولین تشکیل می‌دهد.

۳. اگرچه هر کروموزوم در مرحله‌ی S همانندسازی کرده است، همانندهای دختر (که کروموزوم‌های دختر یا گاهی کروماتیدهای خواهر نامیده می‌شوند) در محل سانترومر متصل به یکدیگر باقی می‌مانند. هر کروموزوم همانندسازی شده یک

---

1. centriole
2. tubulin

سانترومر دارد.

۴. در مرحله‌ی S، هنگامی که کروموزوم‌ها همانندسازی می‌کنند، کاملاً باز و بدون پیچ‌خوردگی هستند و در زیر صفحه‌ی میکروسکوپ نوری دیده نمی‌شوند. در مرحله‌ی G_2، که مرحله‌ی دیگری از انترفاز است، متراکم شده کروموزوم‌ها آغاز می‌شود، کروموزوم‌ها پیچش بیشتری حاصل کرده و به‌صورت اجسام کاملاً بسته‌بندی شده درمی‌آیند.

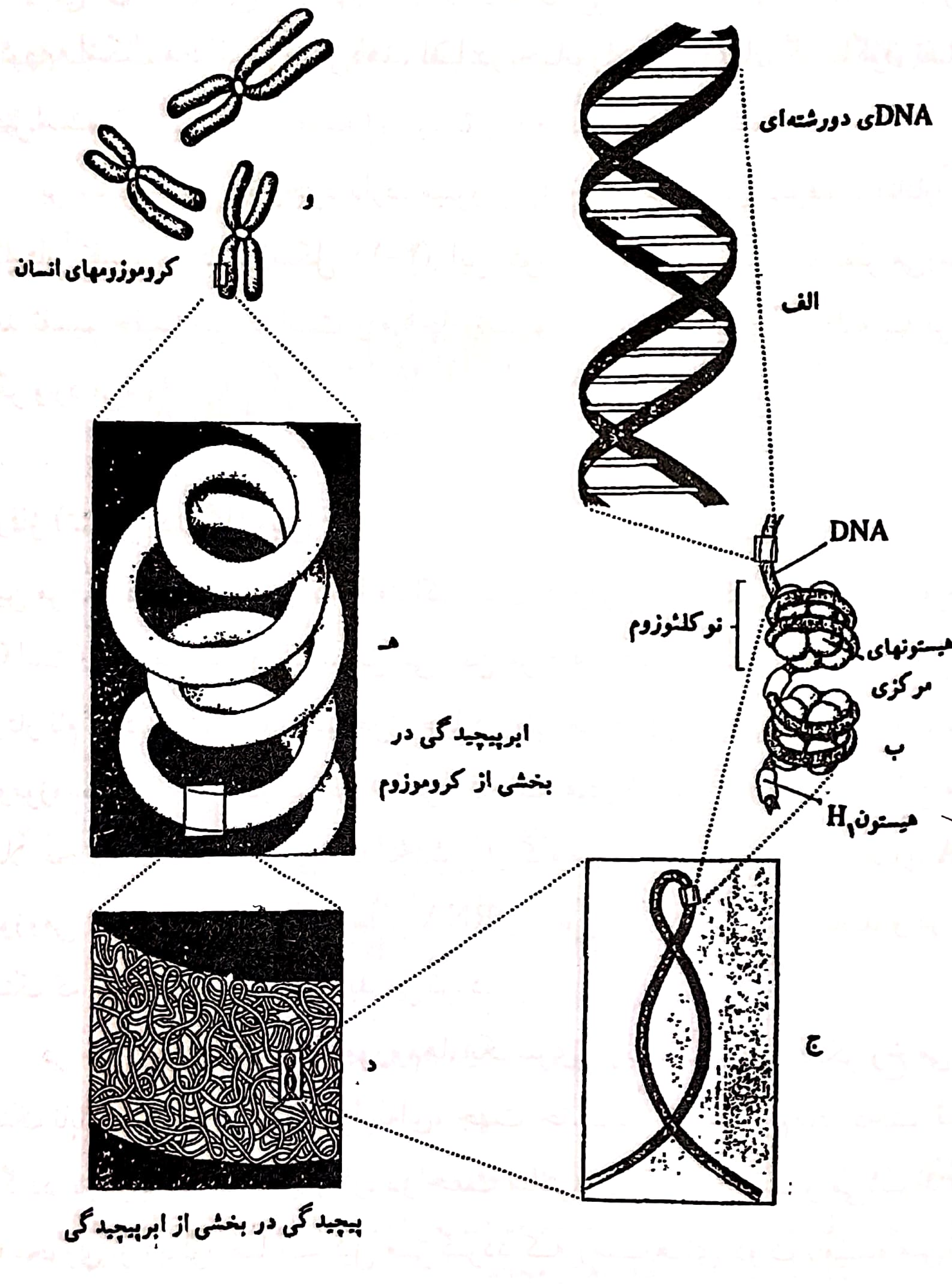
تقسیم یاخته در یوکاریوت‌ها

تکامل یوکاریوت‌ها باعث افزوده شدن چند عامل به روند تقسیم یاخته‌ای شده است. یاخته‌های یوکاریوت از یاخته‌های پروکاریوت بسیار بزرگ‌ترند و دارای ژنوم (تمام اطلاعات ژنتیکی) با مقادیر بسیار بیشتری DNA هستند. برخلاف DNAی عریان پروکاریوت‌ها، DNA در یوکاریوت‌ها از هیستون‌ها و پروتئین‌های دیگر پوشیده شده‌اند (شکل ۱۱-۳) که به DNA این توانایی را می‌بخشد تا هنگام تقسیم یاخته‌ای پیچیدگی فراوان پیدا کرده و متراکم شود (شکل ۱۱-۳، و). برخلاف ژنوم پروکاریوت‌ها که به‌صورت یک کروموزوم حلقوی منفرد است، ژنوم‌های بیشتر یوکاریوت‌ها به چندین کروموزوم متفاوت تقسیم شده‌اند. امتیاز تکاملی یوکاریوت‌ها وجود کروموزوم‌های چندتایی است که سبب دوباره درهم آمیختن منظم اطلاعات ژنتیکی به‌نام «نوترکیبی»[1] می‌شوند. بیشتر امتیاز تکاملی سریع یوکاریوت‌ها بدون شک توانایی آنها را برای باهم آوردن ژن‌ها در ترکیبات جدید منعکس می‌کند.

این تغییرات در سازمان ژنوم سبب تغییرات اساسی در چگونگی تقسیم یاخته‌ها می‌شود. چون ژنوم یوکاریوت‌ها بزرگ هستند، لذا تشکیلات پیچیده‌تری دارند و در چندین کروموزوم پراکنده شده‌اند. مکانیسم‌های جدید برای بسته‌بندی و حرکت ژنوم نیاز به تقسیم شدن مساوی دو ژنوم بین دو یاخته‌ی دختر دارد. همه‌ی این مکانیسم‌ها یکباره رخ نمی‌دهند، بلکه مکانیسم‌های بسیار متفاوت و احتمالاً حدواسط وجود دارند، مکانیسم‌هایی که در بعضی از یوکاریوت‌های بازمانده‌ی امروزی دیده می‌شوند. ما نمی‌دانیم که آیا این مراحل مختلف تقسیم یاخته‌ای حقیقتاً نمایانگر مراحل حدواسط در

1. recombination

سیر تکاملی تشکیل میتوز است که امروزه از ویژگی بیشتر یوکاریوت‌ها به‌شمار می‌رود، و یا آنها راه‌های گوناگونی برای حل همان مسئله دارند. هیچ سنگواره‌ای به‌دست نیامده است که بر اساس آن بتوان درون‌یاخته‌های در حال تقسیم را به‌خوبی مشاهده کرد و تاریخچه‌ی تقسیم یاخته را پیگیری نمود.



شکل ۱۱-۳. سطوح سازمانی کروموزومی: الف) DNAی دورشته‌ای، ب) این DNA دوبار در اطراف مجموعه‌ی پروتئین‌های هیستونی پیچیده است تا نوکلئوزوم‌ها را تشکیل دهد، ج تا هـ) پیچیدگی بیشتر نوکلئوزوم‌ها در یک‌سری از مراحل فشردگی، و) هنگام تقسیم یاخته‌ای کروموزوم‌ها کاملاً متراکم شده‌اند.

میتوز

مرحله‌ی میتوز تقسیم یاخته‌ای نسبت به جنبه‌های دیگر چرخه‌ی یاخته‌ای یوکاریوت‌ها توجه بیشتری را به خود جلب کرده است. زیست‌شناسان مدت‌ها مجذوب حرکات مبهم کروموزوم‌ها هنگام جدا شدن بوده‌اند. این روند را به‌گونه‌ای که در جانوران و گیاهان رخ می‌دهد، شرح خواهیم داد. در میان قارچ‌ها و برخی آغازیان، این روند مذکور به اشکال مختلف رخ می‌دهد، اما در جانوران و گیاهان گوناگون تفاوت آن ناچیز است.

بر اساس سنتی که وجود دارد، میتوز را به چهار مرحله‌ی پروفاز[1]، متافاز[2]، آنافاز[3] و تلوفاز[4] تقسیم می‌کنند (شکل ۱۱-۴). این گونه تقسیم‌بندی آسان به نظر می‌رسد، اما روند تقسیم حقیقتاً پیوسته است و مراحل تقسیم به آرامی از یک مرحله به مرحله‌ی دیگر وارد می‌شود.

پروفاز (تشکیل دستگاه میتوزی)

اولین مرحله تقسیم یاخته‌ای که با متراکم شدن کروموزوم‌ها (که آغاز آن از مرحله‌ی G۲ است) آغاز می‌شود و شاید طولانی‌ترین مرحله بوده و چند ساعت طول می‌کشد، پروفاز نام دارد. متراکم شدن کروموزوم‌ها در طی مرحله‌ی پروفاز ادامه می‌یابد، بنابراین کروموزوم‌هایی که در آغاز پروفاز به‌صورت رشته‌های ظریف بودند در آخر این مرحله کاملاً حجیم می‌شوند. هنگامی که بخشی از کروموزوم که حاوی ژن‌های RNAی ریبوزومی است متراکم می‌شود، سنتز RNAی ریبوزومی کاهش می‌یابد و در نتیجه هستک که قبلاً مشخص بود ناپدید می‌گردد.

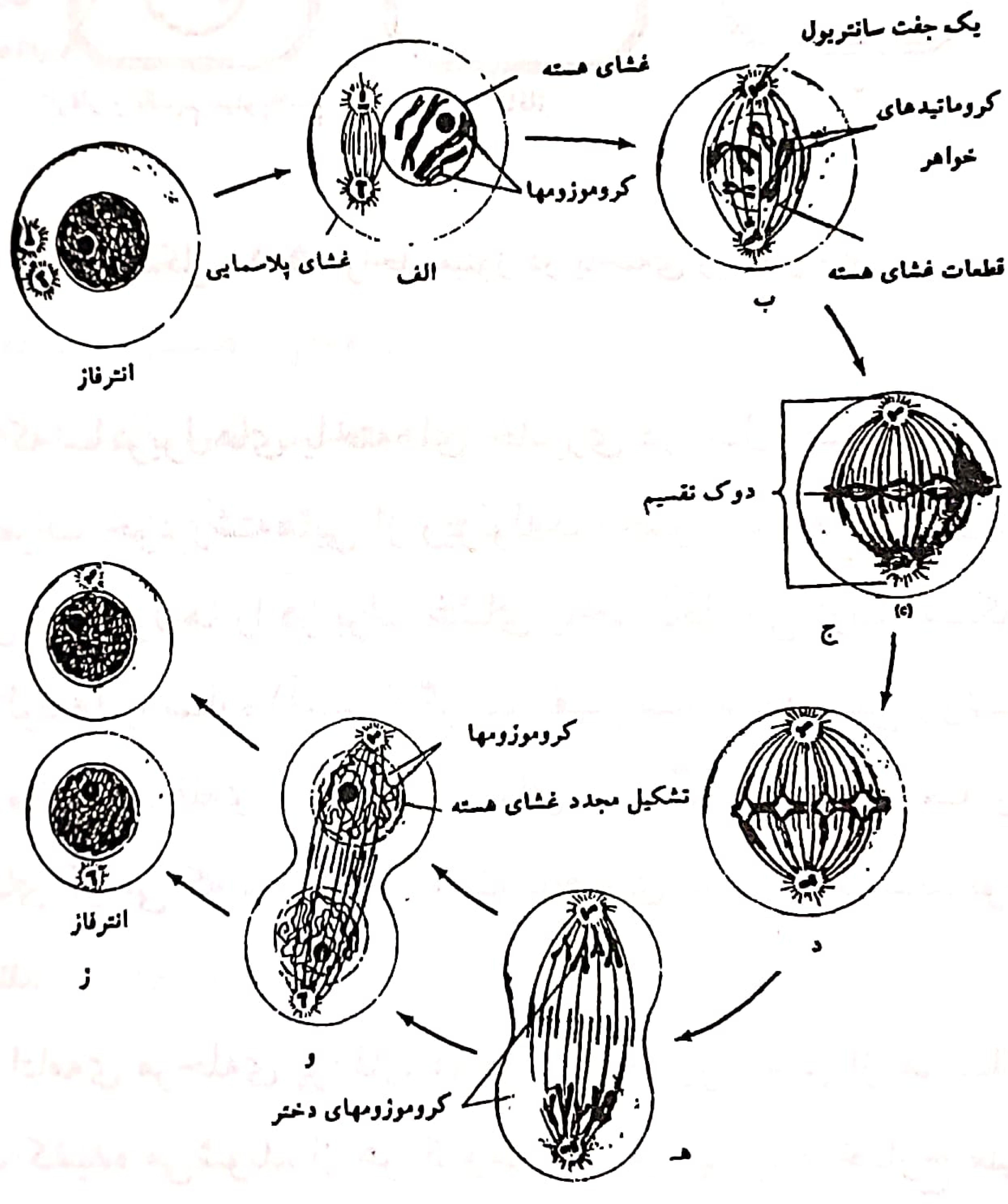
در حین متراکم شدن کروموزوم‌ها، یک‌سری رویدادهای مهم دیگر رخ می‌دهند: هستک ناپدید شده و دستگاه ریزلوله‌ای، جهت جداکردن کروموزوم‌های دختر تشکیل می‌گردد. در اوایل مرحله‌ی پروفاز، دو جفت سانتریول از یکدیگر دور می‌شوند و بین آنها محوری از ریزلوله‌ها تشکیل می‌گردد که رشته‌های دوک نامیده می‌شوند. سانتریول‌ها از هم دور می‌شوند تا در دو قطب مخالف، روبروی هم قرار می‌گیرند و

---

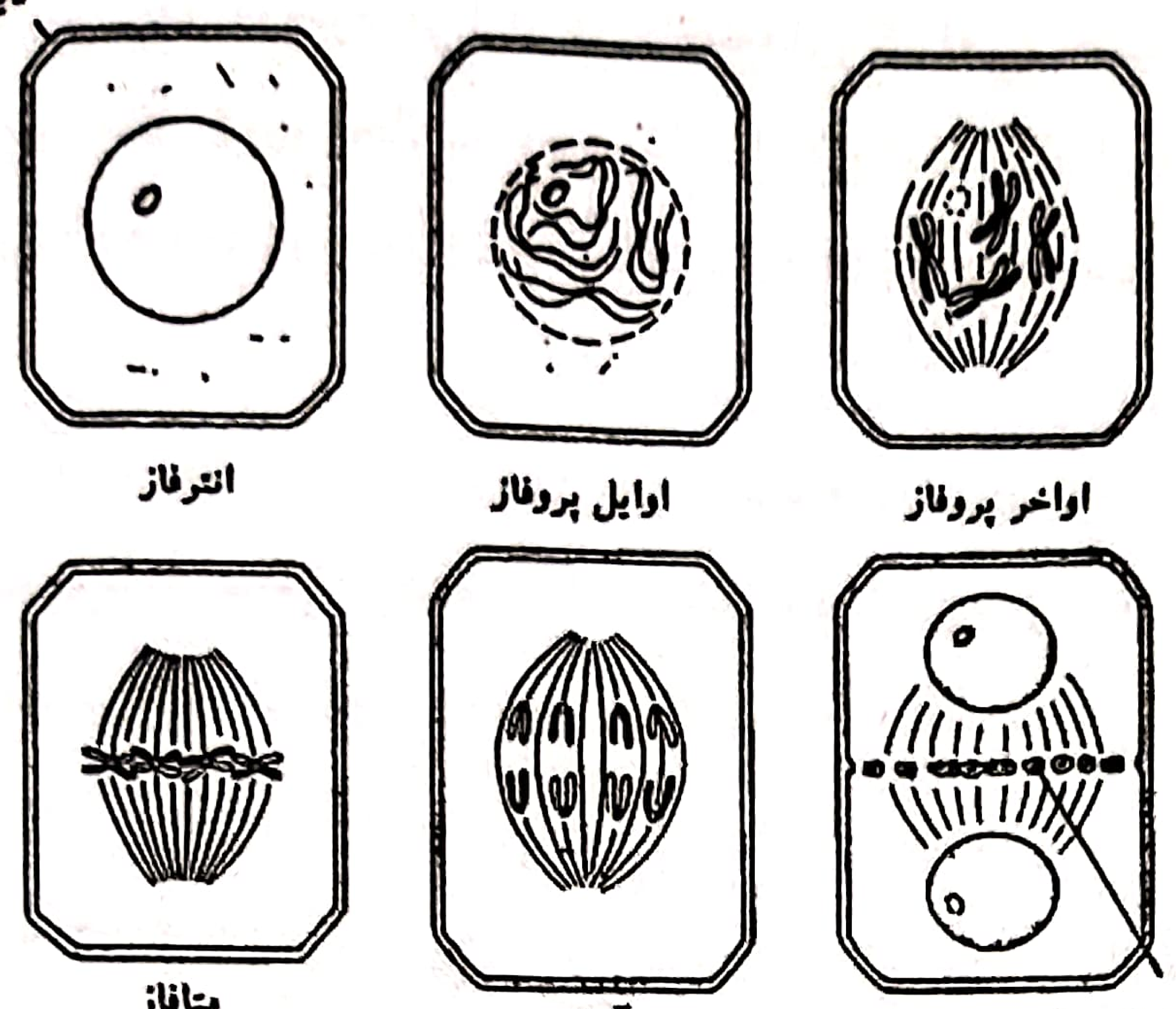
1. prophase
2. metaphase
3. anaphase
4. telophase

پلی از ریزلوله‌ها بین آنها به‌وجود می‌آید. در یاخته‌های گیاهی، چنین پلی متشکل از رشته‌های دوک بین قطب‌های مخالف یاخته تشکیل می‌گردد (شکل ۱۱-۵). اما در این حالت، مرکز سازمان‌دهنده‌ی ریزلوله‌ها (سانتریول‌ها) با میکروسکوپ نوری دیده نمی‌شود.

هنگام تشکیل دستگاه دوک، غشای هسته خرد می‌شود و مواد آن به‌وسیله‌ی شبکه‌ی آندوپلاسمی جذب می‌گردد. بنابراین دوک ریزلوله‌ای از یک قطب به قطب دیگر کشیده می‌شود. موقعیت دوک، صفحه‌ی تقسیم را مشخص می‌کند که از مرکز هسته می‌گذرد و عمود بر دوک است.



شکل ۱۱-۴. میتوز و تقسیم یاخته در یاخته‌های جانوری: الف) بتدریج که یاخته از مرحله‌ی انترفاز به سوی مرحله‌ی تقسیم حرکت می‌کند، کروموزوم‌ها مرئی و متراکم می‌شوند، ب) سانتریول‌ها به قطب‌های مخالف یاخته مهاجرت می‌کنند، ج) غشای هسته قطعه‌قطعه می‌شود و کروموزوم‌های متراکم شده به سوی مرکز یاخته کشیده می‌شوند. د) کروماتیدهای خواهر به دو قطب مخالف یاخته می‌روند، هـ) درحالی‌که دو دسته کروموزوم از یکدیگر جدا می‌شوند، و) یاخته تقسیم می‌شود، ز) دو یاخته‌ی دختر با اطلاعات ژنتیکی همسان به‌وجود می‌آیند. در این حالت، کروموزوم‌ها در وضعیت انترفاز هستند.



شکل ۱۱–۵. مراحل میتوز در یاخته‌ی ریشه‌ی پیاز.

هنگامی که سانتریول‌های یاخته‌های جانوری در حال تقسیم به قطب‌های یاخته می‌رسند، در اطراف خود رشته‌هایی از ریزلوله‌ها به‌صورت شعاع بیرون می‌فرستند که همانند داربستی سانتریول‌ها را در برابر غشای یاخته نگاه می‌دارند (شکل ۱۱–۴). این نوع آرایش ریزلوله‌ها را ستاره (آستر[1]) گویند. نقش ستاره به‌درستی روشن نیست، اما احتمالاً از نظر مکانیکی، قله‌ی تماس ریزلوله‌ای را هنگام انقباض بعدی دوک محکم می‌کند. یاخته‌های گیاهی که دیواره‌ی سخت یاخته‌ای دارند فاقد سانتریول‌اند و ستاره تشکیل نمی‌دهند.

در حین ادامه‌ی مرحله‌ی پروفاز، دومین گروه ریزلوله‌ای از هر سانترومر منفرد به قطب‌های دوک کشیده می‌شوند. از هر کروموزوم دو ریزلوله خارج می‌شود که دو طرف سانترومر را به دو قطب دوک متصل می‌کنند. دو ریزلوله‌ی متصل به سانترومر به پیشروی خود ادامه می‌دهند تا هر دو با دو قطب یاخته تماس حاصل کنند. این امر سبب کشیدگی کروموزوم‌ها به خط میانی یاخته می‌شود.

در مرحله‌ی پروفاز، ATP به مقدار فراوان مصرف می‌شود. اگر فعالیت تنفسی یاخته در ابتدای این مرحله متوقف گردد، میتوز هم متوقف خواهد شد. در اواخر این

---

1. aster

مرحله، اگرچه یاخته مقدار زیادی ATP ذخیره می‌کند، با این وجود کاهش فعالیت تنفسی هیچ اثری بر میتوز ندارد. بعضی تغییرات شیمیایی هنگام پروفاز رخ می‌دهند. از جمله پروتئین، فسفولیپید و RNA به مقدار فراوان افزایش می‌یابند.

متافاز (تقسیم سانترومرها)

دومین مرحله‌ی میتوز، یعنی متافاز، هنگامی آغاز می‌شود که کروماتیدهای جفت در مرکز یاخته در یک سطح قرار می‌گیرند. در این مرحله، کروموزوم‌ها به آسانی قابل شمارش‌اند. ریزلوله‌ها که به طرف دو قطب کشیده شده‌اند، آشکارا قابل مشاهده‌اند. چنانکه با میکروسکوپ نوری دیده شده است، کروموزوم‌ها در سطح استوایی قرار گرفته و صفحه‌ی استوایی یا صفحه‌ی متافاز را تشکیل می‌دهند. صفحه‌ی متافازی ساختار واقعی نیست، بلکه صفحه‌ای فرضی است که از کنار هم قرار گرفتن کروموزوم‌ها شکل می‌گیرد و درآینده در محل آن محور تقسیم یاخته به‌وجود می‌آید. کروموزوم‌ها همه موازی یکدیگر نیستند، بلکه بازوی بلند آنها در هر جهتی قرار می‌گیرد. سانترومر[1]ها به یک فاصله از دو قطب در یک سطح قرار می‌گیرند. در تقسیم میتوز، کروموزوم‌ها سانترومرهای خود را به‌طور غیرفعال دنبال می‌کنند.

هر سانترومر دو طرف دارد، و یک ریزلوله‌ی سانترومری به هر طرف آن متصل شده و به قطب‌های مخالف کشیده می‌شود. این نظم و ترتیب برای روند میتوز کاملاً مهم است. هر اشتباهی در استقرار این ریزلوله‌ها خطرناک است: به‌عنوان مثال، اتصال دو ریزلوله‌ی سانترومری به همان قطب، سبب جدانشدن کروماتیدهای خواهر و در نتیجه باقی ماندن آنها در همان یاخته‌ی دختر می‌شود.

زیست‌شناسان یاخته‌ای، برای متوقف کردن میتوز در مرحله‌ی متافاز، از ماده‌ای به‌نام کلشیسین[2] استفاده می‌کنند تا ساختار ریختی و تعداد کروموزوم‌ها را مطالعه کنند. در بسیاری از گونه‌ها، اندازه‌ی کروموزوم‌ها متغیر است. کروموزوم‌های بزرگ‌تر در بیرون و کروموزوم‌های کوچک‌تر در مرکز قرار می‌گیرند. در این مرحله، کروموزوم‌ها ضخیم و کوتاه‌اند. کرومونما[3] به حداکثر انقباض خود می‌رسد، در پایان مرحله‌ی متافاز،

---

1. centromere
2. colchicine
3. chromonema

سانترومرها تقسیم می‌شوند. هر سانترومر به دو سانترومر تبدیل می‌شود که باعث جداشدن دوکروماتید خواهر از یکدیگر می‌گردد. تقسیم سانترومر همه‌ی کروموزوم‌ها همزمان صورت می‌گیرد. مکانیسم این تقسیم همزمان به‌درستی معلوم نیست.

شکل استوانه‌ای کروموزوم‌های متافاز، نتیجه‌ی محکم کلاف شدن کرومونماست. چنین پیشنهاد شده است که تغییر شکل کروموزوم‌ها، مانند کلاف شدن و باز شدن آنها، نتیجه‌ی تغییر کرومونماست. کوتاه شدن کروموزوم‌های پروفازی و تبدیل آنها به کروموزوم‌های متافازی هنگام تقسیم ۳ تا ۶ برابر است.

آنافاز (جداشدن کروماتیدها)

در بین مراحل میتوز، آنافاز کوتاه‌ترین و جالب‌ترین مرحله است. در این مرحله، هر کروماتید به‌سرعت به طرف قطبی حرکت می‌کند که ریزلوله‌ی سانترومری همان کروماتید به آن متصل است. چه نیروهایی سبب حرکت کروموزوم‌ها می‌شوند و این رویداد چگونه رخ می‌دهد؟

برای جدا شدن کروماتیدها دو نوع حرکت به‌طور همزمان صورت می‌گیرد: هر یک از این حرکات از ریزلوله‌ها منشأ می‌گیرند.

۱. قطب‌ها از هم دور می‌شوند. ریزلوله‌های متصل به قطب‌ها با لغزش از برابر یکدیگر عبور می‌کنند و سبب دور شدن قطب‌ها از یکدیگر می‌گردند. چون کروموزوم‌ها به این قطب‌ها متصل‌اند، آنها نیز از هم جدا می‌شوند. در این روند، اگر یاخته به‌وسیله‌ی غشای قابل ارتجاعی پوشیده باشد، آشکارا دراز می‌شود. مکانیسم سرخوردن ریزلوله‌ای احتمالاً تفاوت قابل توجهی با مکانیسم حرکت تاژک (که در گفتار هفتم مطالعه شد) ندارد. سرخوردن ریزلوله‌ها براساس ATPِ رانده شده در اثر تغییرات ساختاری پروتئین‌های پل ریزلوله‌های جفت است. چون هر یک از ریزلوله‌های جفت، از نظر فیزیکی به قطب‌های مخالف قلاب شده‌اند. سرخوردن هر یک از آنها روی دیگری سبب دور شدن قطب‌ها از یکدیگر می‌شود.

۲. سانترومرها به طرف قطب‌ها حرکت می‌کنند. با جابه‌جا شدن پیاپی اجزاء توبولین از انتهاهای قطبی خود، ریزلوله‌های سانترومری کوتاه می‌شوند. این روند کوتاه‌شدن، یک انقباض نیست، چون ریزلوله‌های سانترومری ضخیم نمی‌شوند. در

عوض اجزاء توبولین از انتهاهای قطبی ریزلوله‌های سانترومری مرکز تنظیم‌کننده جابه‌جا می‌شوند. هر قدر اجزاء توبولین بیشتر جابه‌جا شوند، بی‌نظمی پیشرفته‌ی ریزلوله‌ی حامل کروموزوم سبب کوتاه‌تر شدن آن می‌گردد. و کروموزوم را به قطب یاخته‌ی نزدیک‌تر می‌کشاند.

رشته‌های اکتین، که در بیشتر بخش‌های یاخته‌های یوکاریوت وجود دارند، در دوک هم دیده می‌شوند. هنوز مشخص نیست که وجود رشته‌های اکتین در دوک تصادفی است یا نیروی دینامیکی دیگری را تحت تأثیر قرار می‌دهد تا به حرکت کروموزوم کمک کند.

تلوفاز (تشکیل مجدد هسته)

جدا شدن کروماتیدها که در مرحله‌ی آنافاز صورت می‌گیرد، تقسیم صحیح ژنوم همانندسازی شده را که عنصر اصلی میتوز است کامل می‌کند. با این تکمیل ایفای نقش تلوفاز که از بین بردن تشکیلات دوک و تشکیل دو هسته است، آغاز می‌شود. دستگاه دوک متلاشی می‌شود. ریزلوله‌ها نظم خود را از دست می‌دهند و به‌صورت مونومرهای توبولین درمی‌آیند و آماده‌ی استفاده‌ی مجدد در ساختار اسکلت یاخته‌ای جدید می‌شوند. غشای هسته در اطراف هر گروه کروماتیدهای دختر شکل می‌گیرد. این کروماتیدها که هنوز به‌صورت کروموزوم‌اند، شروع به باز شدن می‌کنند و کاملاً کشیده می‌شوند و به‌صورت کروماتین تجلی می‌یابند. یکی از ژن‌هایی که به‌سرعت ظاهر می‌شود، RNA ریبوزومی است که سبب ظهور مجدد هستک می‌گردد.

تقسیم سیتوپلاسمی، تقسیم یاخته

تقریباً در همان هنگامی که پدیده‌های تلوفاز رخ می‌دهند، تقسیم سیتوپلاسم نیز آغاز می‌شود. تقسیم سیتوپلاسمی را سیتوکینز[1] گویند. به‌طور کلی، تقسیم سیتوپلاسمی بلافاصله پس از تقسیم هسته‌ای رخ می‌دهد. اگرچه حالات معینی دیده شده‌اند که در آن تقسیم سیتوپلاسم به تأخیر می‌افتد و یا به‌طور کامل صورت نمی‌گیرد. اما در حالت‌های معمولی، تقسیم یک روند واحد است.

1. cytokinesis

سه نوع تقسیم سیتوپلاسمی مشخص شناخته شده است: ۱. تقسیم انقباضی، ۲. تشکیل نواحی جداگانه در سیتوپلاسم، ۳. تشکیل صفحه‌ی تقسیم در دوک. دو تقسیم اول در یاخته‌های جانوری رخ می‌دهد و اغلب ممکن است هر دو شکل تقسیم در یک یاخته مشاهده گردد. تقسیم سیتوپلاسمی در تخم «توتیای دریایی»[1] مطالعه‌ی فراوان شده است. در این یاخته تقسیم سیتوپلاسمی با ایجاد فرورفتگی در صفحه‌ی استوایی صورت می‌گیرد و به دنبال آن دو یاخته‌ی دختر از یکدیگر جدا می‌شوند. در فرضیه‌ی بسیار جالبی که در سال ۱۹۸۵ به‌وسیله‌ی سوان[2] و میچسون[3] درباره‌ی تقسیم یاخته‌ای ارائه گردید، پیشنهاد شده است که سطح یاخته در نواحی قطبی کاملاً فعال است و این امر سبب گسترش غشای یاخته در سیتوپلاسم می‌شود تا انقباض را به طرف استوانه‌ای یاخته ایجاد کند. سرانجام یک فرورفتگی عمودی در محل استوانه‌ای یاخته تشکیل شده و تقسیم را کامل می‌کند و دو یاخته با اندازه‌ی مساوی تولید می‌گردد.

به‌طور کلی، میتوز در آخر مرحله‌ی تلوفاز کامل می‌شود. یاخته‌ی یوکاریوت ژنوم همانندسازی شده‌ی خود را که در دو انتهای مخالف یاخته قرار دارند، بین دو هسته تقسیم می‌کند. یاخته عناصر متعدد دیگری دارد که برای توانایی زیستن و سلامتی یاخته‌های دختر لازم‌اند. تقسیم یاخته هنگامی موفقیت‌آمیز است که همه‌ی عناصر لازم یاخته‌ای، همانند کروموزوم‌ها بین دو یاخته‌ی دختر تقسیم شوند. به‌عنوان مثال، یاخته‌های دختر بدون میتوکندری (دستگاه متابولیسم هوازی) زنده نخواهد ماند، و یاخته‌های بدون کلروپلاست نیز قادر به انجام فتوسنتز نخواهند بود. این اندامک‌ها فقط از تقسیم میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌های قبلی به‌وجود می‌آیند.

در تقسیم ستیوپلاسمی دو مکانیسم عمومیت دارند: یکی در جانوران و یوکاریوت‌های دیگری که دیواره‌ی یاخته‌ای ندارند و دیگری در گیاهان و جلبک‌های سبز معینی که گیاهان از آنها تکامل یافته‌اند.

تقسیم سیتوپلاسمی در یاخته‌های جانوری

در یاخته‌های جانوری و همچنین در یاخته‌های همه‌ی یوکاریوت‌های دیگر که فاقد

---

۱. sea urchin (Arbacia punctulata) از رده‌ی خارپوستان (Echinoidea).

2. Swann
3. Mitchison

غشای یاخته‌ای هستند، درهم ریختن دوک پیش از آغاز تقسیم سیتوپلاسمی بندرت کامل می‌شود. آرایش محور دوک، شکل‌گیری کمربندی از ریزلوله‌های اکتین را دور تا دور پیرامون یاخته در استوای آن معین می‌کند. تقسیم سیتوپلاسمی در اثر انقباض این ریزلوله‌ها آغاز می‌شود (شکل ۱۱-۶). داروهایی که انقباض ریزلوله را از بین می‌برند، همانند سیتوکالازین ب، از این انقباض جلوگیری می‌کنند. بتدریج که روند انقباض پیش می‌رود، شکاف تقسیم دور تا دور محیط یاخته آشکار می‌گردد (شکل ۱۱-۷). در این صورت سیتوپلاسم در اثر کم شدن قطر کمربند ریزلوله، از کمر فشرده می‌شود. با ادامه‌ی روند انقباض، شکاف عمیق‌تر شده و سرانجام یاخته به دو بخش تقسیم می‌گردد.

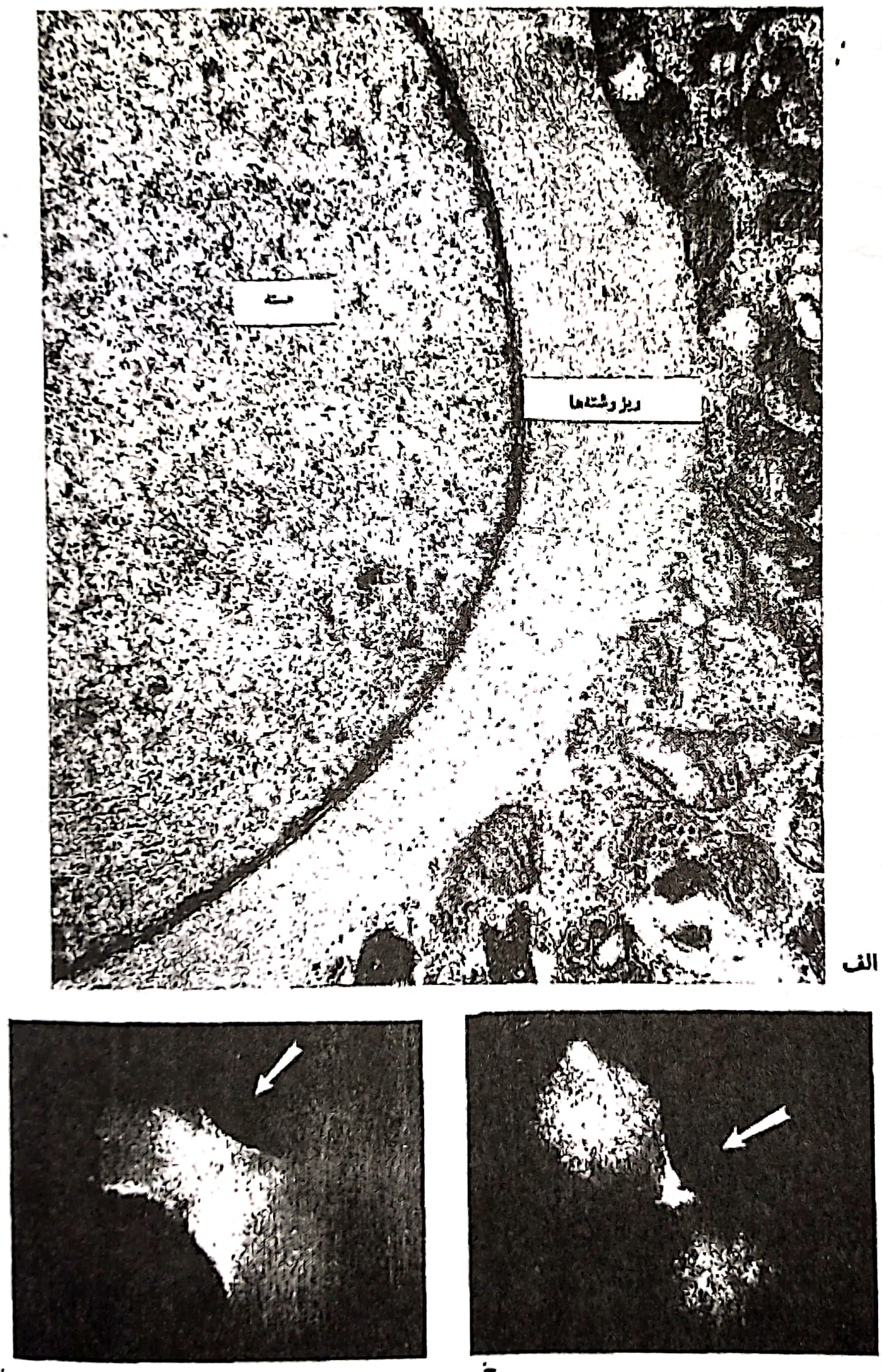
تقسیم سیتوپلاسمی در یاخته‌های گیاهی

یاخته‌های گیاهی، به علت دیواره‌ی سختی که دارند، در اثر انقباض ریزلوله تغییر شکل نمی‌دهند؛ لذا مکانیسم تقسیم یاخته در جانوران و یوکاریوت‌های دیگر در گیاهان قابل اجرا نیست. تقسیم یاخته‌ای در گیاهان متفاوت است. در گیاهان، حبابچه (وزیکول)های تولید شده به‌وسیله‌ی دستگاه گلژی که محتوی مواد دیواره‌ی غشای یاخته‌ای‌اند، به جای بیرون رفتن از یاخته، به‌وسیله‌ی ریزلوله‌های دستگاه دوک به سمت درونی خط میانی دوک راهنمایی می‌شوند. در این محل، حبابچه‌ها مجتمع شده و به هم ملحق می‌شوند، محتویات آنها در حبابچه‌ی عریض دو غشایی جمع می‌شود (شکل ۱۱ـ۸). این تیغه‌ی توسعه‌یافته را صفحه‌ی یاخته‌ای نامند. این صفحه به رشد خود به سوی بیرون ادامه می‌دهد تا به سطح درونی غشای یاخته می‌رسد و به آن ملحق می‌شود و در آن نقطه یاخته را به دو بخش تقسیم می‌کند. سپس سلولوز روی غشاهای جدید قرار می‌گیرد و دو یاخته‌ی جدید به‌وجود می‌آید. فضای بین دو یاخته‌ی جدید از پکتین پر می‌شود و تیغک را به‌وجود می‌آورد.

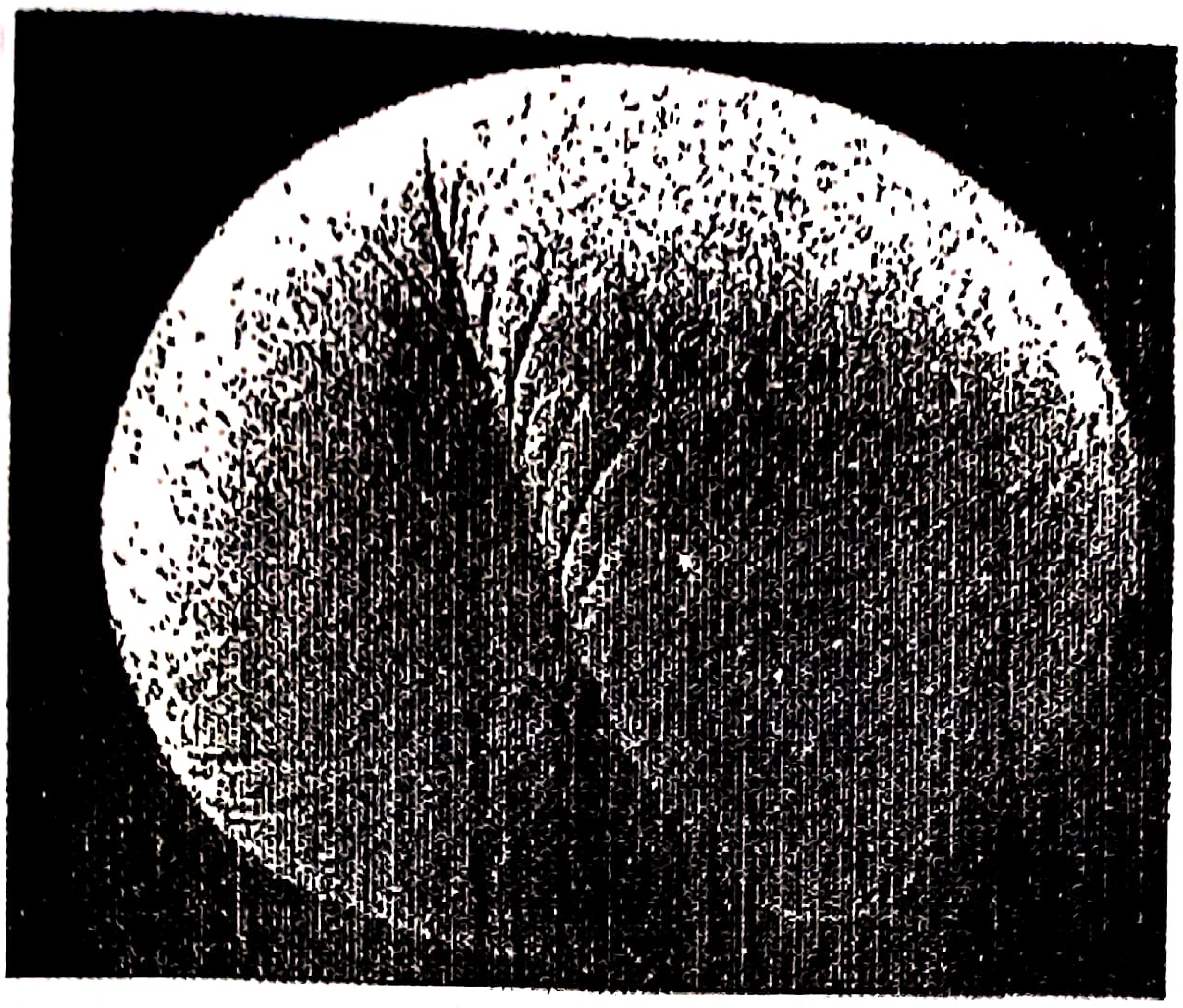
طول مدت تقسیم ثابت نیست، بلکه بر اساس بافت، شرایط محیطی و حالت فیزیولوژیکی سیتوپلاسم در یاخته‌های مختلف تفاوت می‌کند. در باکتری‌ها، تقسیم یاخته‌ای برحسب مواد غذایی و دمای مناسب، ۲۰ دقیقه طول می‌کشد، در پستانداران، طول مدت تقسیم در بعضی یاخته‌ها ۱۲ ساعت و در بعضی دیگر، مانند یاخته‌های

کبدی و پوستی، ۲۴ ساعت است. در جانوران خونسرد، طول مدت تقسیم ۲ ساعت است.

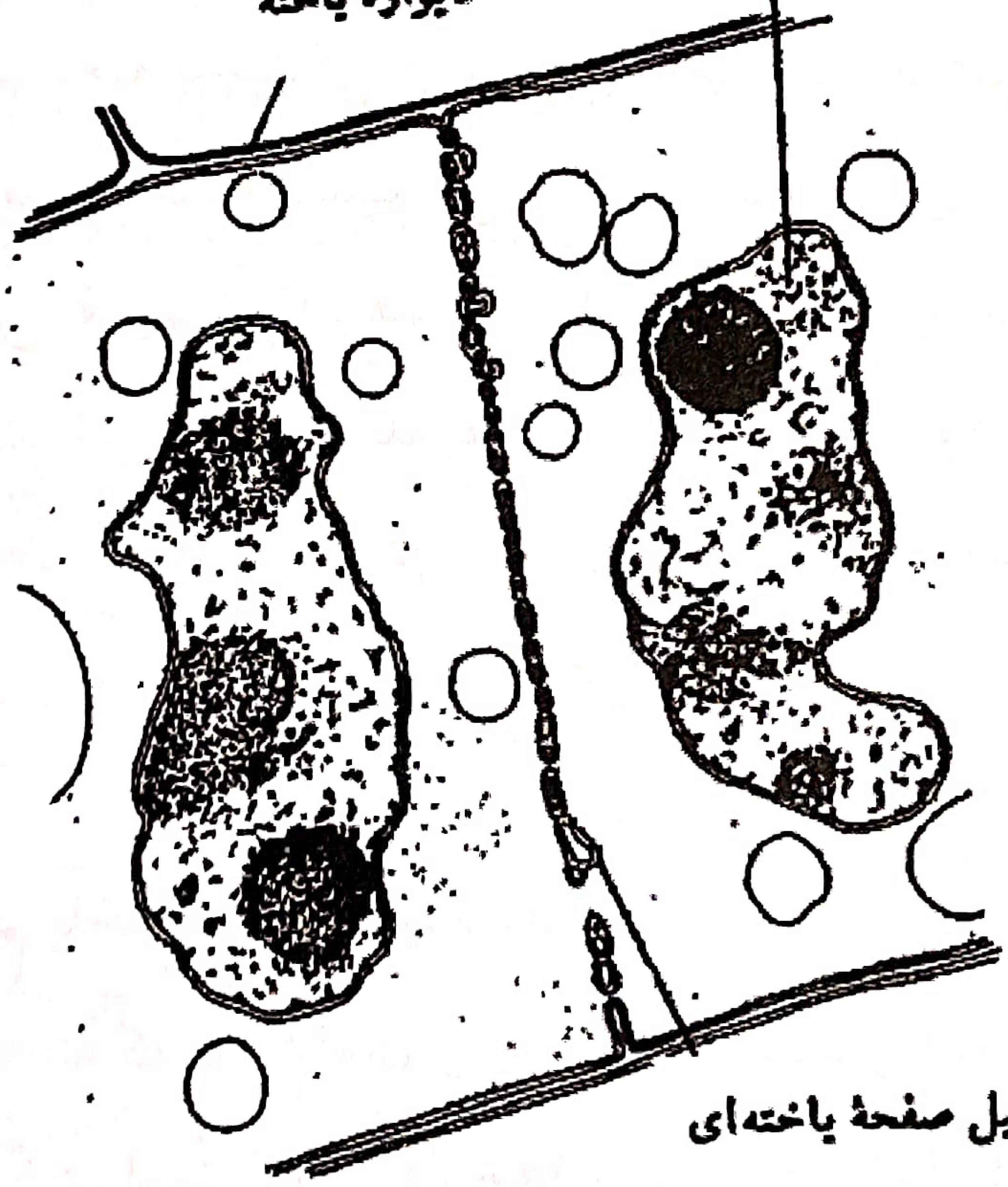
در نوک ریشه و ساقه‌ی گیاهان تقسیم چند ساعت طول می‌کشد، اما این مدت با عوامل محیطی تغییر می‌کند.



شکل ۱۱-۶. الف) یاخته‌های جانوری، مانند یاخته‌های کلیوی موش، به‌وسیله‌ی انقباض پیشرفته‌ی حلقه‌ی انقباضی ریزلوله‌ها تقسیم می‌شوند، ب) ابتدا انقباض رخ می‌دهد (با پیکان نشان داده شده است)، ج) سرانجام به قدری فشرده می‌شود تا یاخته به دو بخش تقسیم می‌گردد.



شکل ۱۱-۷. شکاف تقسیم دور تا دور یاخته‌ی تخم در حال تقسیم قورباغه.



شکل ۱۱-۸ تقسیم یاخته‌ی گیاهی مستلزم تشکیل صفحه‌ی یاخته‌ای بین دو یاخته‌ی دختر است.

به‌طور طبیعی، رشد هسته و سیتوپلاسم به مواد غذایی، مواد ساختاری، منبع انرژی و آنزیم‌ها نیاز دارد، اما این عوامل علت محدود بودن رشد یاخته‌ها را که هرگز از اندازه‌ی معینی فراتر نمی‌رود نمی‌توانند بیان کنند.

مقایسه‌ی تقسیم یاخته در یوکاریوت‌ها و پروکاریوت‌ها

هنگامی که روند تقسیم یاخته بررسی می‌شود، مشاهده‌ی روش ظریف تقسیم کروموزوم‌ها بین دو یاخته‌ی دختر در یاخته‌های یوکاریوت و مقایسه‌ی آن با روش ساده‌ای که در پروکاریوت‌ها به‌کار برده می‌شود شگفت‌انگیز است. این مکانیسم پیچیده‌ی حرکت کروموزوم‌ها به طرف دو انتهای یاخته‌ی در حال تقسیم، در اثر تماس آنها با ریزلوله‌هاست که سبب جدا شدن سریع و صحیح کروماتیدهای خواهر در یاخته‌های دختر می‌شود. برعکس، جداشدن کروموزوم‌های دختر در باکتری در حال تقسیم، روندی کندتر است که موفقیت آن بستگی به رشد مداوم غشا دارد. روند تقسیم دوتایی که در باکتری‌ها رخ می‌دهد به‌خوبی قابل اجراست، اما میتوز روندی مطمئن‌تر و سودمندتر است.

بیشتر یوکاریوت‌ها، در مقایسه با پروکاریوت‌ها، DNAی بیشتری دارند. این DNA معمولاً قطعه قطعه شده و به‌صورت چندین کروموزوم جدا از هم درمی‌آید که هنگام تقسیم یاخته پیچیدگی فراوانی پیدا می‌کنند. به‌عنوان مثال، ماده‌ی ژنتیکی انسان بین ۴۶ کروموزوم مجزا تقسیم می‌شود. اگر یاخته‌های انسانی مانند باکتری‌ها به روش تقسیم دوتایی تقسیم شوند، همه‌ی ۴۶ کروموزوم باید به‌صورت یک حلقه‌ی غول‌پیکر به هم بچسبند. این حلقه به اندازه‌ای بزرگ خواهد بود (محیط در حدود ۳ متر) که تقسیم آن به‌طور مساوی بین دو یاخته‌ی دختر بسیار دشوار خواهد شد. یوکاریوت‌ها این دشواری را با روند تقسیم میتوز حل کرده‌اند.

تکامل تقسیم یاخته در یوکاریوت‌ها

نوع تقسیم یاخته که در گیاهان و جانوران و بیشتر آغازیان رخ می‌دهد. ساده‌تر از تقسیمات دیگری است که در قارچ‌ها و در برخی آغازیان دیگر به وقوع می‌پیوندد. این انواع غیرمعمولی میتوز ممکن است نشانگر مراحل ابتدایی‌تری در تکامل تقسیم میتوز باشند که تا به امروز هم ادامه دارند، اگر چه حصول اطمینان از این مطلب دشوار است.

یکی از ساده‌ترین و شاید ابتدایی‌ترین شکل تقسیم یاخته در یوکاریوت‌های باقی‌مانده، در پلومیکسا پالوستریس[1]، موجود آمیبی شکل غول‌پیکر وجود دارد.

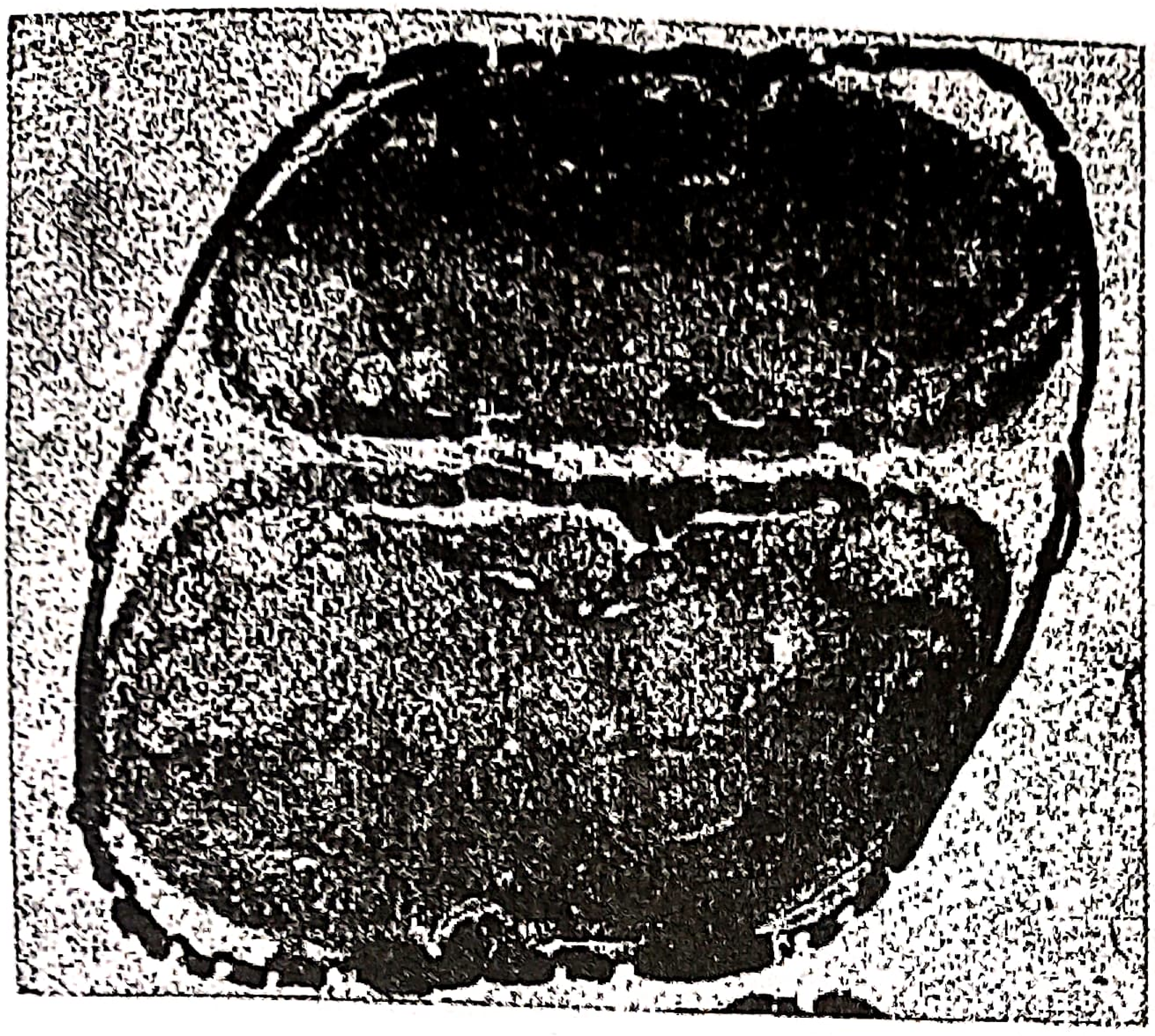
1. Pelomyxa Palustris

پلومیکسا یکی از معدود یوکاریوت‌هایی است که فاقد میتوز است. هسته‌ی آن مانند یوکاریوت‌های دیگر از غشای هسته پوشیده شده است. کروموزوم‌ها در درون هسته به‌سادگی دوبرابر می‌شوند و به‌طور تصادفی در دو یاخته‌ی دختر قرار می‌گیرند. هر هسته‌ی دختر هنوز کمترین مقدار ماده‌ی ژنتیکی لازم جهت مشخص کردن موجود را به‌دست می‌آورد، زیرا از هر کروموزوم چند نسخه در هسته وجود دارد. پلومیکسا فاقد سانتریول است، و دلیلی وجود ندارد که گمان رود این موجود از موجود پیچیده‌تری به‌وجود آمده باشد. به سخن دیگر پلومیکسا در مقایسه با یوکاریوت‌هایی که میتوز در آنها رخ می‌دهد، ممکن است یوکاریوتی باشد که از اجداد ابتدایی‌تر منشأ گرفته است. این موجود فاقد میتوکندری است و این امر دلیل دیگری بر ابتدایی بودن آن است.

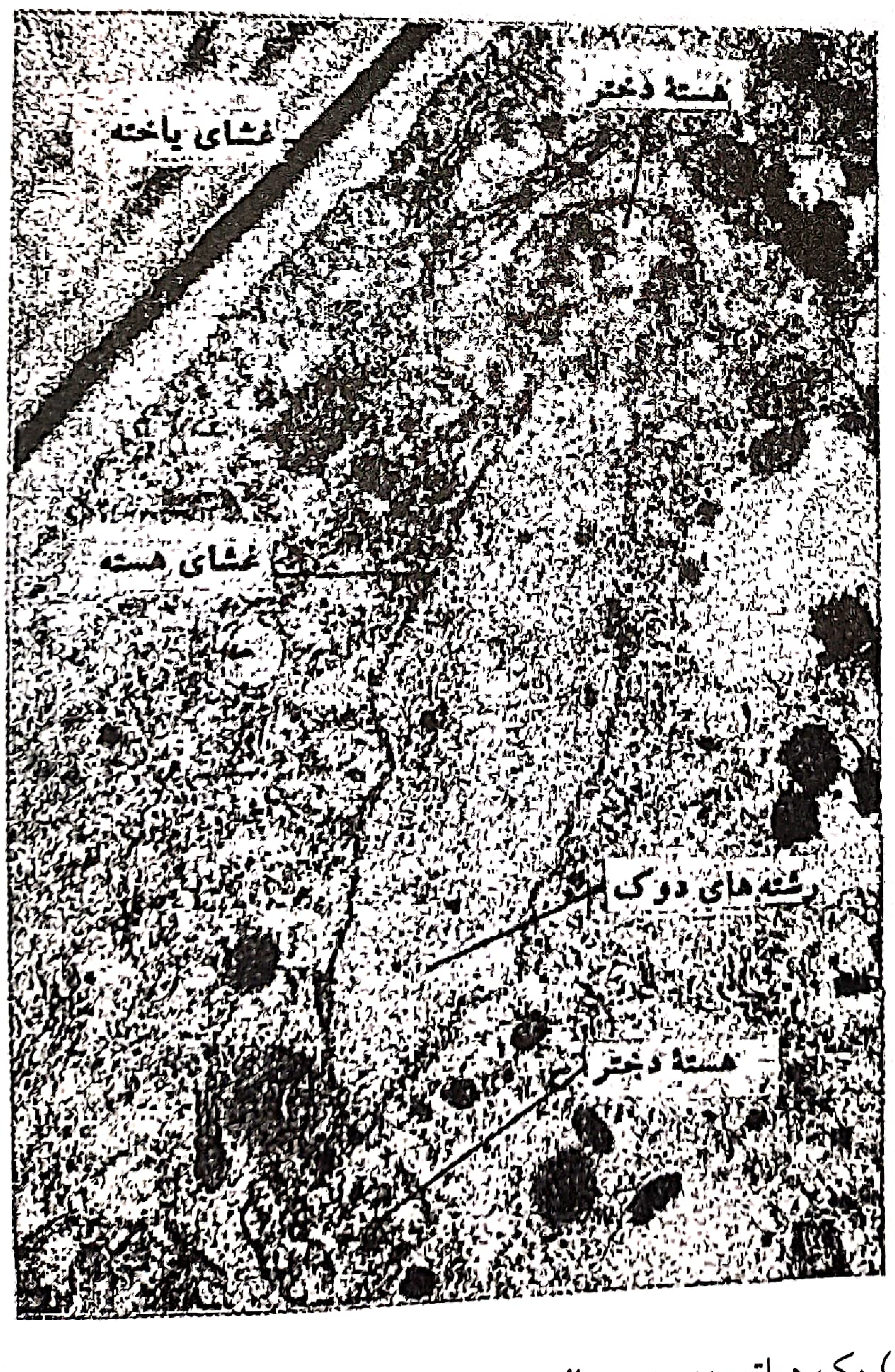
نوع دیگر میتوز غیرمعمولی در شاخه‌ای از آغازیان به‌نام دینوفلاژلات‌ها[1] رخ می‌دهد. در طی روند میتوز در دینوفلاژلات‌ها، کروموزوم‌ها به ریزلوله‌هایی که در هسته گسترش یافته‌اند متصل می‌شوند. هنگامی که هسته تقسیم می‌شود، دو نسخه‌ی کروموزوم در اثر رشد غشای هسته، در نواحی بین محل‌هایی که کروموزوم‌ها متصل شده‌اند، جدا می‌شوند. سرانجام هسته بر اثر روند تقسیم دوتایی، دو هسته به‌وجود می‌آورد، و هر هسته‌ی دختر دارای یکی از کروموزوم‌های مکمل است. سپس سیتوپلاسم تقسیم می‌شود و هر یاخته‌ی دختر یکی از هسته‌ها را دربر می‌گیرد.

نوعی میتوز که احتمالاً پیشرفته‌تر از میتوز دینوفلاژلات‌هاست، در دیاتومه‌ها (شکل ۱۱-۹، الف) و قارچ‌ها (شکل ۱۱-۹، ب) دیده شده است. در این جانداران، ریزلوله‌ها تشکیل می‌شوند و کروموزوم‌های دختر در درون غشای هسته از هم جدا می‌گردند. پس از تکمیل تقسیم هسته، یاخته تقسیم می‌شود. در یوکاریوت‌های دیگر، از جمله جانوران و گیاهان، غشای هسته در طی روند میتوز از بین می‌رود و پس از تکمیل تقسیم کروموزومی مجدداً تشکیل می‌شود.

1. Dinoflagellates



الف



ب

شکل ۱۱-۹. الف) یک دیاتومه‌ی در حال تقسیم، ب) تکمیل تقسیم میتوز در هسته‌ی (بسته) یاخته‌ی قارچی.

خودآزمایی ۱۱-۱

۱. چگونگی تقسیم باکتری‌ها را شرح دهید.

۲. چرخه‌ی یاخته‌ای را تعریف کنید و مراحل آن را نام ببرید.

۳. چرخه‌ی یاخته‌ای پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها را با یکدیگر مقایسه کنید.

۴. تقسیم سانترومر در چه مرحله‌ای تقسیم میتوز صورت می‌گیرد؟

۵. رویدادهای مهمی را که قبل از میتوز رخ می‌دهند بیان کنید.

۶. دستگاه میتوزی در چه مرحله‌ای تشکیل می‌شود؟

۷. ویژگی مرحله‌ی آنافاز چیست؟

۸. سه نوع بارز تقسیم سیتوپلاسمی را نام ببرید.

تولیدمثل جنسی در یاخته

تولیدمثل جنسی[۱] روند پیچیده‌ای است که سبب تولید یاخته‌های جنسی نر و ماده می‌شود. از اتحاد این دو یاخته، یاخته‌ی تخم[۲] به‌وجود می‌آید. تولیدمثل جنسی باعث شکل‌گیری افرادی با تنوع ژنتیکی می‌شود.

موجودات تک‌یاخته‌ای از طریق تقسیم (شکافتگی[۳]) تکثیر می‌یابند، اما در چند مورد، دو موجود ممکن است با هم یکی شوند و فرد جدیدی را به‌وجود آورند. این پدیده را که در کلامیدوموناس[۴] دیده می‌شود، سن‌گامی[۵] گویند. در بعضی گونه‌ها ممکن است لقاح موقتی باعث انتقال مواد ژنتیکی گردد و سپس دو فرد از یکدیگر جدا شوند. این پدیده را آمیختگی[۶] گویند که به‌طور وسیعی در پروکاریوت‌ها و آغازیان صورت می‌گیرد. در چنین مواردی تشخیص دو جنس به‌ندرت امکان‌پذیر است، ممکن است دو جنس را براساس رفتار لقاحی آنها تشخیص داد. به این ترتیب یاخته‌ای که ماده‌ی ژنتیکی خود را به دیگری منتقل می‌سازد، نر و جنس مقابل، ماده نامیده می‌شود. جنسیت در یوکاریوت‌ها، برخلاف پروکاریوت‌ها، قابل تشخیص است.

---

1. sexual reproduction
2. zygote
3. fission
4. Chlamydomonas
5. syngamy
6. conjugation

تولیدمثل جنسی در پروکاریوت‌ها

موجودات میکروسکوپی معمولاً از طریق تقسیم (شکافتگی) تکثیر می‌یابند. با این وجود، در بسیاری از باکتری‌ها، تولید مثل جنسی در اثر ترکیب دو فرد نر و ماده صورت می‌گیرد. یاخته‌های نر و ماده به هم نزدیک می‌شوند و به‌وسیله‌ی پل باریکی به یکدیگر متصل می‌گردند. این پل سبب انتقال بخشی از DNAی نر (دهنده) به یاخته‌ی ماده (گیرنده) می‌شود. این پدیده را آمیختگی یا جفت شدن گویند. این نوع تولیدمثل جالب‌ترین پدیده برای مطالعات ژنتیکی نقشه‌ی کروموزومی است که در مورد استفاده قرار می‌گیرد.

پدیده‌ی آمیختگی در همه‌ی باکتری‌ها رخ نمی‌دهد. این پدیده در بسیاری از گونه‌های روده‌ای، از جمله اشریشیاکولی (نوع غیربیماریزا)، سالمونلا[1]، شیگلا[2] و کلراویبریو[3] (انواع بیماریزا) مشاهده شده‌اند. از یک جفت باکتری که می‌خواهند با یکدیگر آمیخته شوند، یکی دارای زوائد رشته‌ای به‌نام پیلی[4] یا فیمبرا[5] است. این فرد را نر گویند که دارای عامل جنسی یا لقاحی ویژه به‌نام F^+ است و می‌تواند ماده‌ی ژنتیکی را انتقال دهد. این پدیده در پروتوزوآ و اشریشیاکلی به‌خوبی مشاهده شده است.

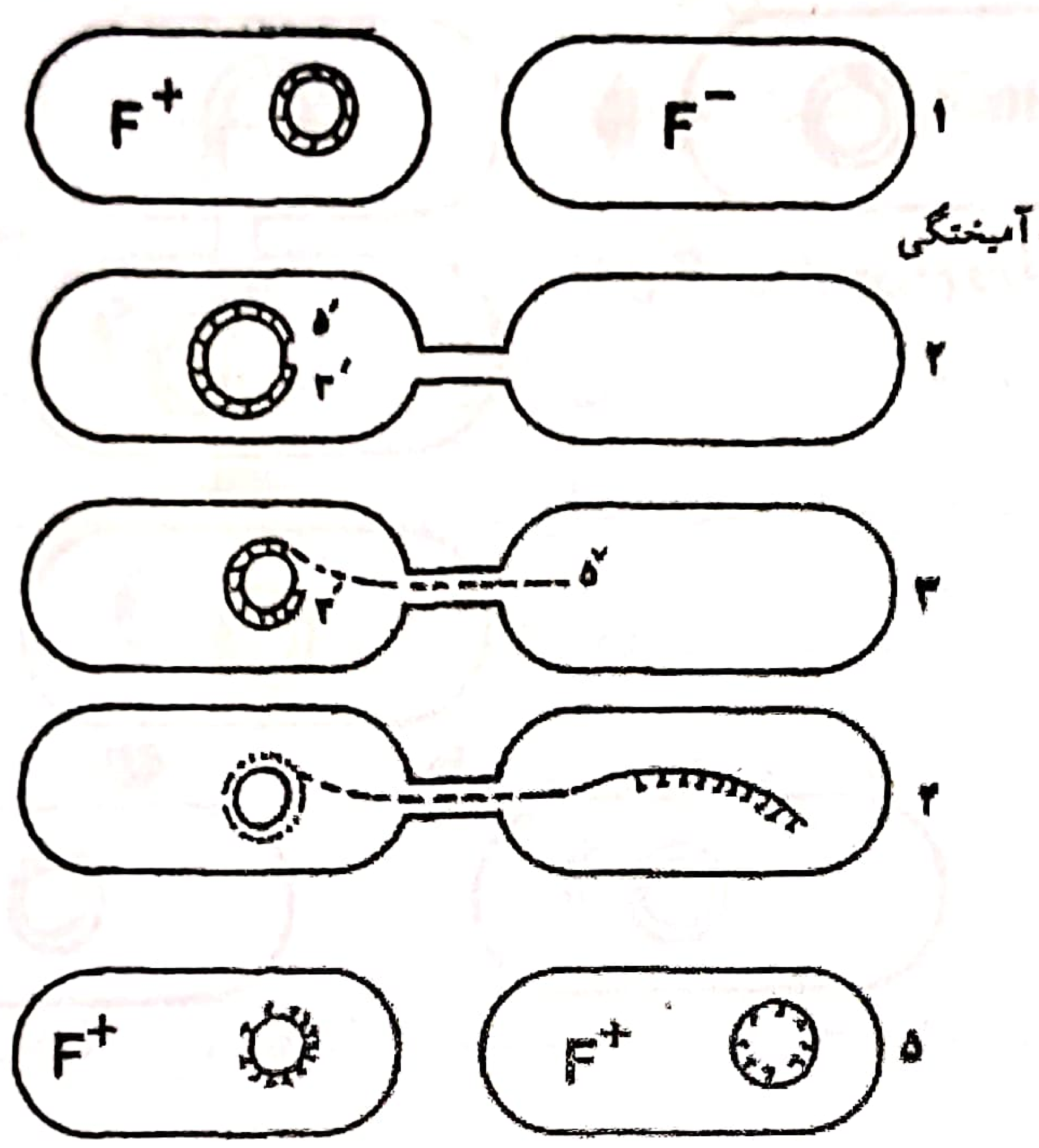
آمیختگی در اشریشیاکلی

یاخته‌ی باکتریایی حامل عامل لقاح (F^+) را، فرد نر و فرد دیگر را که فاقد آن است، فرد ماده (F^-) گویند. عامل لقاح واحد ژنتیکی مستقلی است که ممکن است به‌صورت یک کروموزوم مستقل در سیتوپلاسم باقی بماند یا به‌صورت بخشی از کروموزوم باکتری وجود داشته باشد. عامل آزاد لقاح می‌تواند همراه با تکثیر کروموزوم باکتری وجود داشته باشد. عامل آزاد لقاحی می‌تواند همراه با تکثیر کروموزوم باکتری، همانندسازی کند. هنگامی که در کروموزوم باکتری وارد می‌شود، اپی‌زوم‌نام می‌گیرد که به‌عنوان بخشی از کروموزوم تغییر می‌یابد. لقاح می‌تواند بین باکتری حمل‌کننده‌ی اپی‌زوم

---

1. Salmonella
2. Shigella
3. Cholera vibrio
4. pili
5. fimbrae

ائتلافی (F^+) و نوع (F^-) رخ دهد؛ در این حالت F^+ جنس نر است و توانایی زیادی در انتقال ماده‌ی ژنتیکی دارد و اصطلاحاً نوع Hfr (مخفف فراوانی زیاد نوترکیبی[1]) نامیده می‌شود (شکل ۱۱ـ۱۰). چگونگی ورود عامل F به درون کروموزوم باکتری با شکستن کروموزوم حلقوی باکتری و وارد شدن عامل به درون حلقه صورت می‌گیرد.



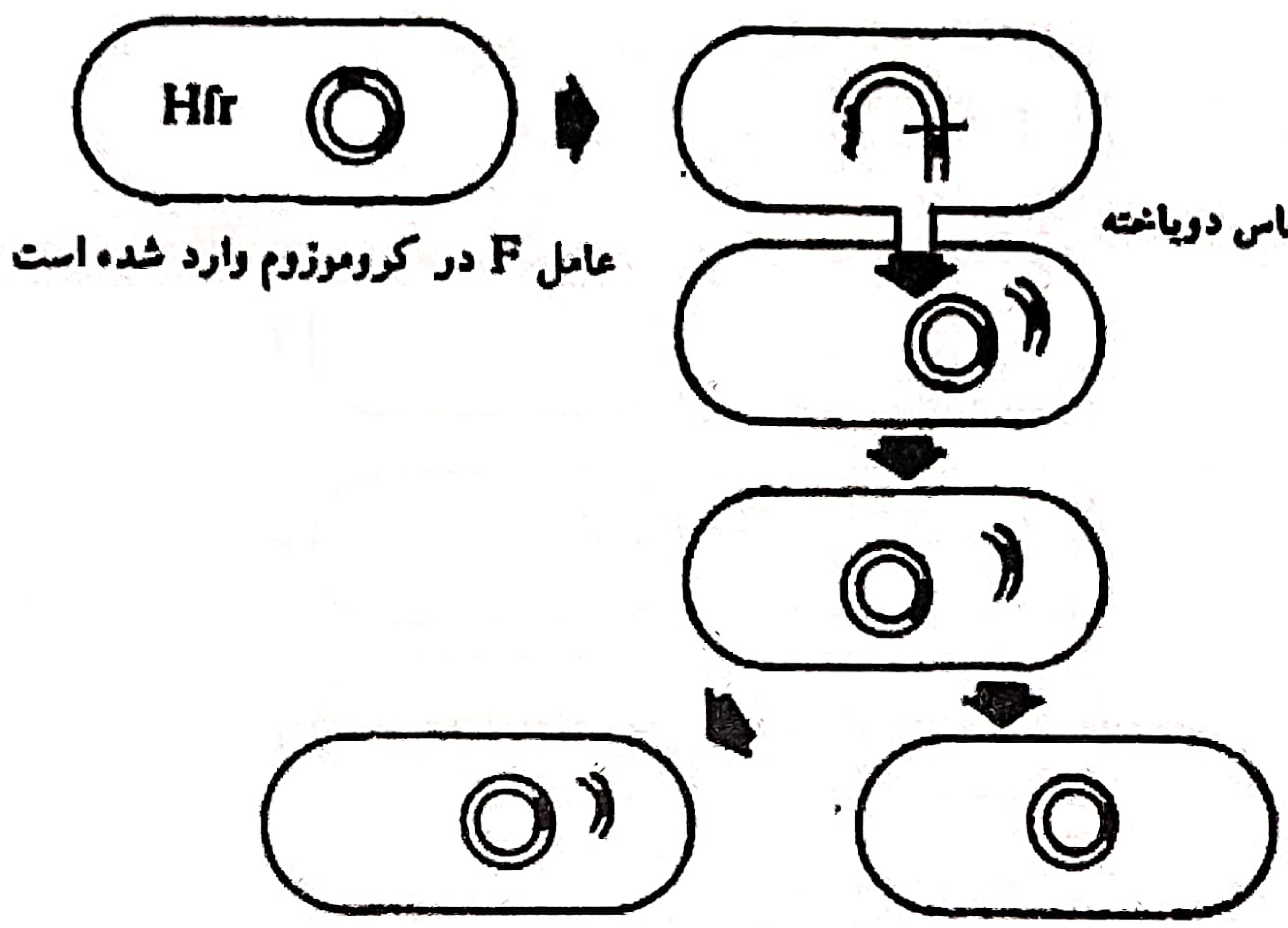
شکل ۱۱-۱۰. آمیختگی در اشریشیاکولی.

کروموزوم اشریشیاکولی حلقوی است. عامل آزاد در سیتوپلاسم باکتری می‌تواند با کروموزوم گیرنده‌ی یکی شود و نمونه‌های Hfr را تولید کند. در اثر مخلوط کردن کشت باکتریایی F^+ , F^-، در مدت کوتاهی جمعیتی از باکتری‌های F^+ به‌دست می‌آیند که می‌توانند به‌عنوان‌دهنده عمل کنند. این نتیجه بیانگر آن است که هر باکتری F^+ محتوی چندین نسخه از عامل F است، یا باکتری F^+ هنگام انتقال همانندسازی می‌کند.

از کشت باکتری F^+، نمونه‌هایی به‌وجود می‌آیند که در آنها عامل F جزء اساسی کروموزوم باکتریایی شده است و نمونه‌های فراوان نوترکیب را به‌وجود می‌آورند که آماده‌ی انتقال عامل F به دریافت‌کننده هستند. دو نمونه‌ی Hfr و F^- به یکدیگر نزدیک می‌شوند و از طریق لوله‌ی تولیدمثلی به هم می‌چسبند. نوع‌دهنده ابتدا ژن‌های کروموزومی را به نوع F^- منتقل می‌کند و سپس عامل F وارد می‌شود. هنگام آمیختگی

1. High frequency of recombination

طولانی، بندرت ممکن است، تمام کروموزوم به نوع گیرنده وارد شود، اگرچه آمیختگی را می‌توان با وسایل مکانیکی متوقف کرد تا فقط بخشی از کروموزوم‌دهنده به یاخته‌ی گیرنده منتقل شود. همه‌ی پدیده‌های درآمیختگی باکتریایی را می‌توان به‌ترتیب در ۴ مرحله بیان کرد (شکل ۱۱-۱۱).



شکل ۱۱-۱۱. روند انتقال ژن از نوع Hfr اشریشیاکلی.

۱. ابتدا عامل لقاح به کروموزوم گیرنده ملحق می‌شود و نمونه‌ی Hfr را می‌سازد.

۲. باکتری Hfr با نوع F تماس حاصل می‌کند تا عامل لقاح را وارد نمونه‌ی F سازد.

۳. کروموزوم باکتری Hfr شکسته شده و از راه کانال ارتباطی بسیار باریک، ابتدا قسمتی از نسخه‌ی جدید ساخته شده از کروموزوم‌دهنده به باکتری دریافت‌کننده منتقل می‌شود و سپس عامل لقاح‌الحاقی وارد می‌گردد.

۴. سرانجام، DNAی منتقل شده به کروموزوم F^- ملحق می‌شود.

گاهی، اپی‌زوم‌الحاقی می‌تواند از کروموزوم Hfr جدا شود. در چنین حالتی باکتری ویژگی خود را از دست می‌دهد و طبیعت F^- پیدا می‌کند. با وجودی که این روند را آمیختگی گویند، ولی انتقال متقابل ماده‌ی ژنتیکی به‌گونه‌ای که در پارامسی رخ می‌دهد، وجود ندارد. این مکانیسم به تشکیل باکتری جدید می‌انجامد که از نظر نقشه‌ی

وراثتی Hfr و F^- متفاوت است.

تولیدمثل در یوکاریوت‌ها

ترکیب ماده‌ی ژنتیکی دو یاخته‌ی نر و ماده و ایجاد یاخته‌ی تخم را تولیدمثل جنسی گویند. نوع ابتدایی این نوع تولیدمثل را نخستین بار در کلامیدوموناس مشاهده کرده‌اند. این جلبک تک‌یاخته‌ای ممکن است ۵ تا ۶ بار تقسیم شود و ۱۶ تا ۳۶ گامت به‌وجود آورد که همگی همسان‌اند و لذا جورگامت[1] نامیده می‌شوند. تقسیم یاخته‌ای شامل تقسیم هسته و سیتوپلاسم است. یاخته‌های تولید شده کاملاً همانند والدین خود بوده و تاژک‌دارند. این یاخته‌ها با وارد آوردن فشار به دیواره‌ی یاخته‌ی بالغ، آن را متلاشی کرده و در آب رها می‌شوند. از ترکیب دو گامت، فرد جدیدی به‌وجود می‌آید، اگرچه تفاوت قابل مشاهده‌ای بین گامت‌ها دیده نمی‌شود، تنها رفتار آنها در لقاح نوع ابتدایی جنسیت را مشخص می‌کند.

در موجودات عالی‌تر، یاخته‌های تولیدمثلی تخصص یافته‌ای به‌نام گامت‌ها وجود دارند. گامتی که توسط فرد نر تولید می‌شود، متحرک است و اسپرم نام دارد، درحالی‌که گامت‌های تولید شده توسط فرد ماده بی‌حرکت‌اند و تخمک نامیده می‌شوند. چون این دو نوع گامت ناهمسان‌اند، لذا آنها را ناجورگامت[2] می‌نامند. از ترکیب گامت نر و ماده، یاخته‌ی تخم به‌وجود می‌آید که پس از یک‌سری تغییرات مربوط به رشد، به‌صورت فرد جدیدی ظاهر می‌شود.

این گامت‌ها چگونه تولید می‌شوند؟ گامت‌ها در اثر تقسیم ویژه‌ای در یاخته‌های تخصص یافته‌ی مستقر در غدد جنسی به‌وجود می‌آیند. یاخته‌های بدنی معمولاً دیپلوئیدند، در صورتی که گامت‌ها هاپلوئید هستند، لذا ترکیب این دو یاخته باعث ایجاد یاخته‌ی تخم دیپلوئید می‌شود یاخته‌های هاپلوئید در اثر تقسیم میوز[3] به‌وجود می‌آیند.

---

1. isogametes
2. heterogametes
3. meiosis

میوز

تعداد کروموزوم‌ها در یاخته‌های هر گونه ثابت است. در تولیدمثل جنسی، یاخته‌ی تخم هم باید همان تعداد کروموزوم را داشته باشد، پس باید تعداد کروموزوم‌های گامت‌ها نصف تعداد کروموزوم‌های یاخته‌ی تخم باشد تا از ترکیب آنها از یک یاخته‌ی دیپلوئید حاصل شود. این عمل به‌وسیله‌ی تقسیم میوز صورت می‌گیرد. که در این روند یاخته‌ی دیپلوئید به یاخته‌های هاپلوئید تبدیل می‌گردد.

در جانوران، تقسیم کاهشی بلافاصله قبل از لقاح صورت می‌گیرد. در صورتی که در گیاهان عالی میوز و لقاح به‌وسیله‌ی یک نسل یا بیشتر از هم جدا می‌شوند، ولی در گیاهان پست، میوز مقدم بر لقاح است و از این‌رو به‌وسیله‌ی نسل‌های زیادی از هم جدا می‌شوند. در موجودات تک‌یاخته‌ای، میوز ممکن است پس از لقاح رخ دهد. بنابراین در موجودات عالی‌تر، میوز پیش‌نیاز لقاح است.

تقسیم میوز شامل دو بخش میوزاول و دوم است. یاخته‌ای که در آن میوز صورت می‌گیرد و میوسیت[1] نام دارد که در آن تغییرات هسته‌ای و سیتوپلاسمی به‌وسیله‌ی محیط غدد جنسی آغاز می‌شود.

بخش اول میوز

بخش اول میوز همانند میتوز خود شامل چهار مرحله است:

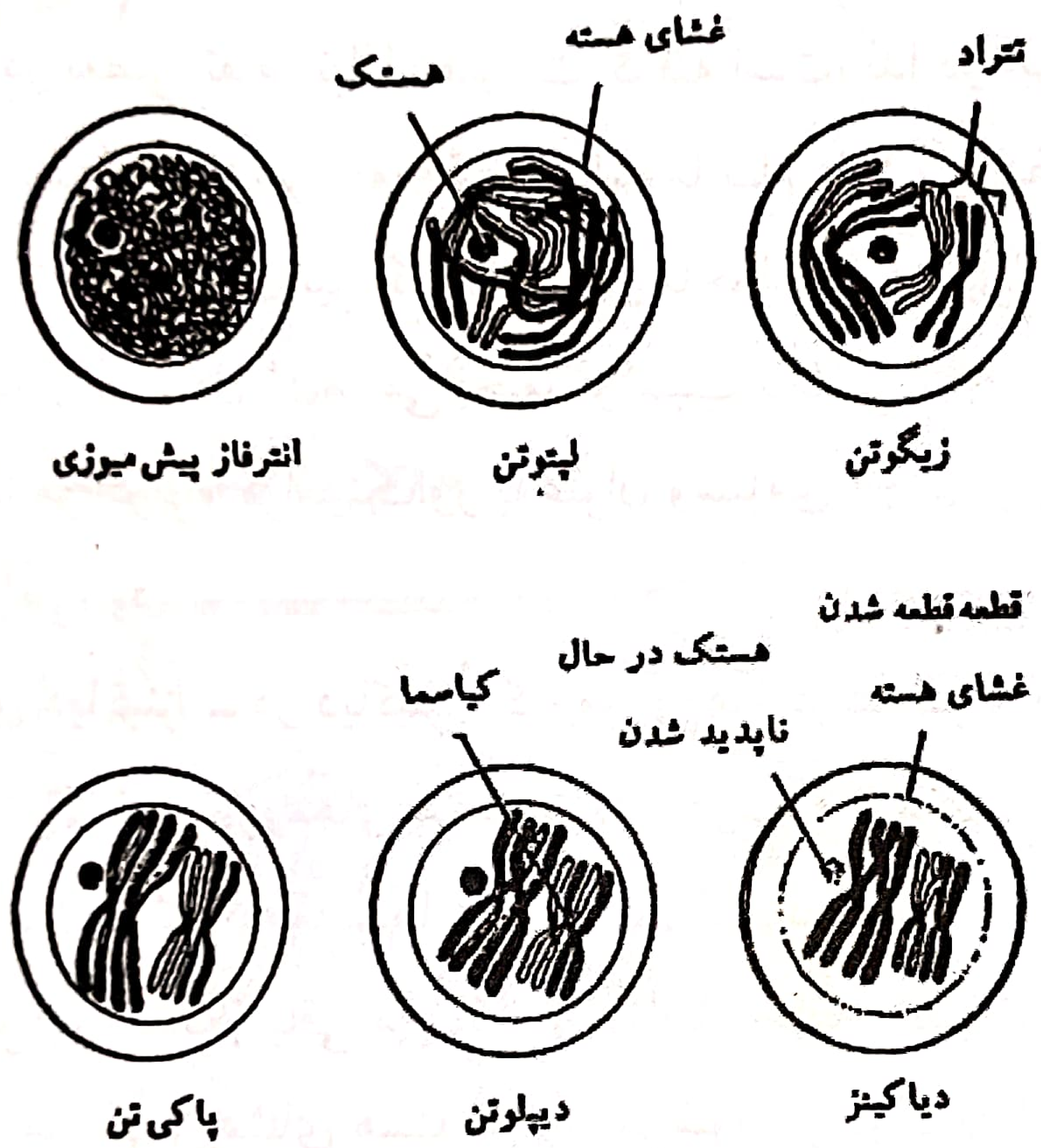
پروفاز اول مرحله‌ی پروفاز در میوز اول روند پیچیده‌ای است که بسیار کندتر از میتوز صورت می‌گیرد و شامل پنج زیر مرحله است.

زیر مرحله‌ی لپتوتن[2] ـ آغاز پروفاز با افزایش حجم هسته‌ای مشخص می‌شود. کروموزوم‌ها به‌صورت نخ‌های دراز، نازک و تاب‌خورده به شکل دانه‌های تسبیح به‌نام کرومومر ظاهر می‌شوند. این زیر مرحله را لپتوتن گویند. کروموزوم‌ها منفرد به نظر می‌رسند، درحالی‌که بیشتر DNAی یاخته قبلاً دوبرابر شده و کروموزوم‌ها دارای دو کروماتید هستند. بر اساس گفته‌ی براون، سنتز DNA تا مرحله‌ی لپتوتن ادامه دارد و زمان G2 چرخه‌ی یاخته‌ای را تشکیل می‌دهد.

---

1. meiocyte
2. leptotene

زیر مرحله‌ی زیگوتن[1] ـ در این مرحله کروموزوم‌های همساخت به‌ترتیب ویژه‌ای جفت می‌شوند. نیرویی که دو جفت کروموزوم را به سوی یکدیگر می‌کشد هنوز مشخص نشده است. این روند را سیناپس[2] گویند و جفت کروموزوم‌های همساخت را بی‌والنت[3] (تتراد) می‌نامند (شکل ۱۱-۱۲).



شکل ۱۱-۱۲. پروفاز یک در تقسیم میوزی: پروفاز یک، روند بسیار پیچیده‌ای است که به پنج زیر مرحله‌ی لپتوتن، زیگوتن، پاکی‌تن، دیپلوتن و دیاکینز تقسیم می‌شود.

زیر مرحله‌ی پاکی‌تن[4] ـ در این مرحله، هستک از نظر اندازه رشد می‌کند و کروموزوم‌ها کوتاه‌تر و ضخیم‌تر می‌شوند. حال هر کدام یک تتراد هستند که از دو کروموزوم همساخت یا ۴ کروماتید تشکیل شده‌اند. هر کروماتید از یک تتراد، به دور کروماتید خواهر خود می‌پیچد و کوتاه‌تر و ضخیم‌تر می‌شود. هر کروموزوم همساخت سانترومر مستقل دارد، بنابراین هر کروماتید سانترومر خاص خود را داراست. مهم‌ترین رویداد در زیر مرحله‌ی پاکی‌تن، تشکیل کیاسما به هنگامی است که دو کروماتید خواهر

---

1. zygotene
2. synapsis
3. bivalent
4. pachytene

از هر کروموزوم همساخت قطعاتی را بین خود مبادله می‌کنند. تبادل قطعات بین دو کروماتید از دو کروموزوم همساخت را «کراسینگ‌اور»[1] (تقاطع کروموزومی) گویند. زیر مرحله‌ی پاکی‌تن طولانی است. در پایان این زیر مرحله نیرویی سبب جدا شدن کروماتیدها از یکدیگر می‌شود.

زیرمرحله‌ی دیپلوتن ـ در این مرحله کروموزوم‌ها جداشدن از یکدیگر را آغاز می‌کنند، اما چون در بعضی نقاط تبادل صورت گرفته است، لذا در این نقاط متصل به یکدیگر باقی می‌مانند. این زیر مرحله حقیقتاً کیاسما نام دارد و از نظر ژنتیکی دارای اهمیت فراوانی است، زیرا تبادل بین کروماتیدهای ناخواهری در این زیر مرحله صورت می‌گیرد. کراسینگ‌اور به تبادل ژن‌ها می‌انجامد و سبب تشکیل کروماتیدهای نوترکیب می‌شود. در ژنتیک مولکولی، کراسینگ‌اور به‌عنوان وسیله‌ی تجربی برای نقشه‌برداری کروموزومی به‌کار می‌رود.

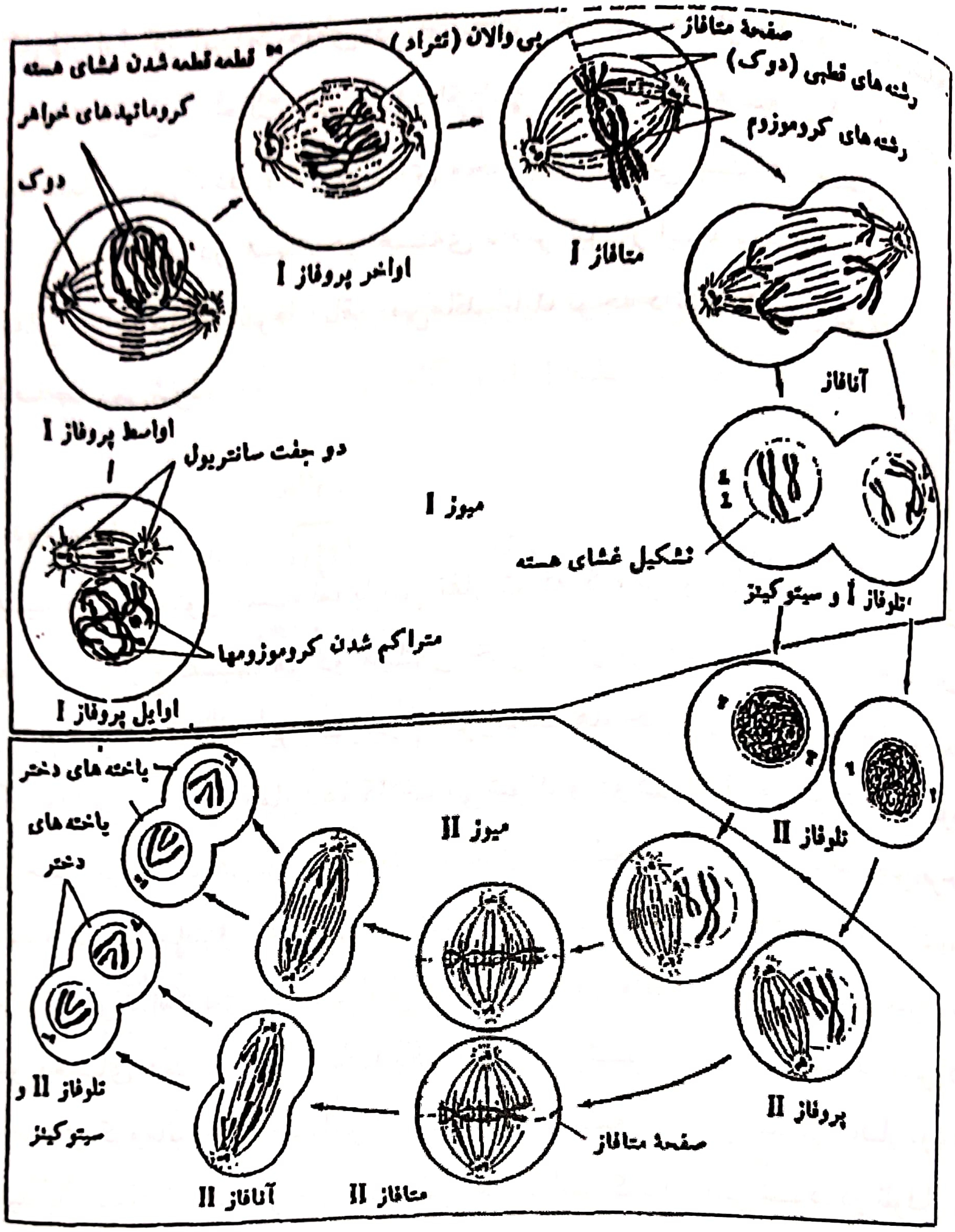
زیرمرحله‌ی دیاکینز ـ در دیاکینز[2]، کروموزوم‌ها کوتاه‌تر و ضخیم‌تر شده و کیاسما ناپدید می‌شود. کروموزوم‌های همساخت از دوسو به سمت محیط هسته کشیده می‌شوند، اما جداشدن کامل کروماتیدها صورت نمی‌گیرد. کروموزوم‌های همساخت فقط در انتها متصل به یکدیگر باقی می‌مانند و ساختار حلقه مانند عریضی را تشکیل می‌دهند. به‌علاوه، هستک و غشای هسته ناپدید می‌شوند و دوک به‌طور کامل تشکیل می‌گردد. کروموزوم‌های تتراد در صفحه‌ی متافاز قرار می‌گیرند.

متافاز اول این مرحله پس از دیاکینز آغاز می‌شود و همانند متافاز میتوز است. کروموزوم‌های همساخت در صفحه‌ی استوایی باقی می‌ماند و از طریق سانترومرها به رشته‌های دوک متصل می‌شوند (شکل ۱۱-۱۳).

آنافاز اول کروماتیدهای خواهر از هر کروموزوم همساخت که به‌وسیله‌ی سانترومر به یکدیگر متصل‌اند، به قطب‌های مربوط به خود می‌روند. کیاسما کاملاً متلاشی می‌شود و کروماتیدهای ناخواهری از هم جدا می‌گردند. این کروماتیدها با کروموزوم‌های پدری و مادری خود تفاوت دارند. در مقایسه با آنافاز میتوز که در آن هر کروموزوم یک کروماتید دارد، هر کروموزوم در مرحله‌ی آنافاز میوز از دو کروماتید تشکیل شده است که احتمالاً یکی از کروماتیدها نوترکیب است.

---

1. crossing - over
2. diakinesis



شکل ۱۱-۱۳. میوز از دو تقسیم پیاپی تشکیل شده است. در فاصله‌ی بین این دو تقسیم، سنتز DNA یا همانندسازی کروموزوم صورت نمی‌گیرد. در ابتدا پس از همانندسازی DNA، کروموزوم‌ها متراکم می‌شوند و سانتریول‌ها به قطب‌های مخالف هسته مهاجرت می‌کنند (اوایل پروفاز ۱). هر کروموزوم (در این مثال، ۴ عدد) از دو کروماتید خواهر تشکیل شده است (اواسط پروفاز ۱). کروموزوم‌های همساخت جفت می‌شوند و تتراد در تشکیل می‌دهند (اواخر پروفاز ۱). که در صفحه‌ی متافاز قرار می‌گیرند (متافاز ۱). کروموزوم‌های همساخت هنگام میوز اول از یکدیگر جدا می‌شوند، اما کروماتیدهای خواهر متصل به سانترومر باقی می‌مانند (آنافاز ۱). سپس آنافاز ۲ آغاز می‌شود که مدت آن کوتاه است. کروموزوم‌ها مجدداً متراکم می‌گردند (پروفاز ۲)، دومین صفحه‌ی متافازی تشکیل می‌شود (متافاز ۲) و کروماتیدهای خواهر اکنون از یکدیگر جدا می‌شوند (آنافاز ۲)، در نتیجه چهار یاخته‌ی هاپلوئید دختر به‌وجود می‌آیند که هر کدام یک نسخه از هر کروموزوم را داراست (تلوفاز ۲). پروفاز ۱ پیچیده‌ترین مرحله است. پروفاز ۲ یا کوتاه است و یا به‌طور کامل وجود ندارد.

تلوفاز اول در این مرحله‌ی کوتاه پیچش کروماتیدها بازشده و کروماتیدها دراز می‌شوند و تا مدتی در حالت فشردگی باقی می‌مانند. غشای هسته در اطراف هر گروه کروماتید تشکیل می‌گردد، و دو هسته‌ی مجزا به‌وجود می‌آیند. در بعضی موجودات، پس از تشکیل غشاها در هسته، هر هسته‌ی دختر قبل از اینکه دومین تقسیم میوزی آغاز شود، مدتی در مرحله‌ی انترفاز باقی می‌ماند. باید توجه داشت که بین دو تقسیم میوز، DNA ساخته نمی‌شود.

بخش دوم میوز

این تقسیم همانند میتوز است، اما با این تفاوت که کروموزوم‌ها از دو کروماتید تشکیل شده‌اند. در این نوع تقسیم، هر دو هسته‌ی خواهر از مراحل پروفاز، متافاز، آنافاز و تلوفاز دوم می‌گذرند. در پروفاز دوم، کروماتیدها، جز در ناحیه‌ی سانترومرها، از یکدیگر جدا می‌شوند. کروماتیدها کلاف می‌شوند و دوک پایدار می‌گردد. متافاز دوم با آرایش چنین کروماتیدها در صفحه‌ی استوایی مشخص می‌شود. در این مرحله، کروماتیدها توسط سانترومرهایشان به رشته‌های دوک متصل می‌گردند و سانترومرها تقسیم می‌شوند. نکته‌ی جالب این است که در متافاز میوز اول، سانترومرهای کروموزوم‌های همساخت از یکدیگر جدا می‌شوند، درحالی‌که در میوز دوم، سانترومرهای کروماتیدهای خواهر از یکدیگر فاصله می‌گیرند. در آنافاز دوم، هر کروماتید به‌وسیله‌ی سانترومر خود به قطب مورد نظر کشیده می‌شود. در تلوفاز دوم، غشای هسته در اطراف هر گروه کروماتید در هر قطب پدیدار می‌گردد. پس از تقسیم یاخته‌ای ۴ یاخته‌ی دختر تشکیل می‌شود. از این ۴ یاخته‌ی دختر، دو یاخته حاوی کروماتیدهای نوترکیب DNA هستند، درحالی‌که دو یاخته‌ی دیگر ویژگی والدین خود را دارند.

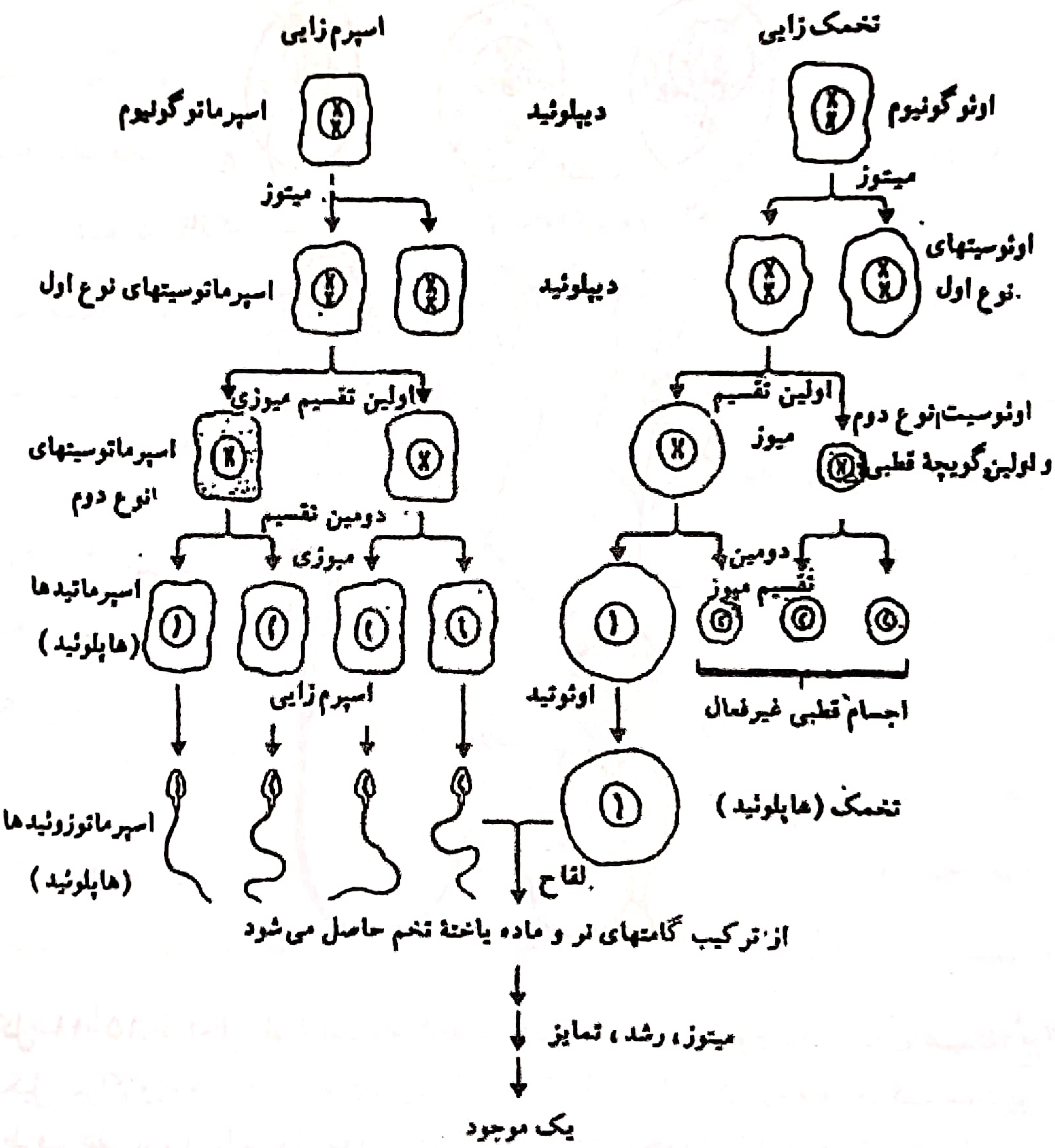
اهمیت تقسیم میوز

میوز مکانیسمی است که به‌وسیله‌ی آن صفات والدین با یکدیگر ترکیب می‌شوند. پدیده‌ی کراسینگ‌اور قبل از تشکیل گامت سبب تبادل ژن‌های کروموزومی بین کروموزوم‌های والدین می‌گردد و در نتیجه تنوع ژنتیکی را که یکی از راه‌های تکامل

است، در جمعیت افزایش می‌دهد. لزوم تقسیم میوز در گونه‌هایی که به روش جنسی تکثیر می‌یابند استقرار کروموزوم‌ها را به‌صورت دیپلوئید در یک فرد تضمین می‌کند.

گامت‌زایی

در موجودات عالی‌تر، تولیدمثل جنسی در اثر ترکیب دو گامت نر و ماده‌ی حاصل از والدین صورت می‌گیرد. مکانیسم تشکیل این گامت‌ها را گامت‌زایی[1] گویند. این

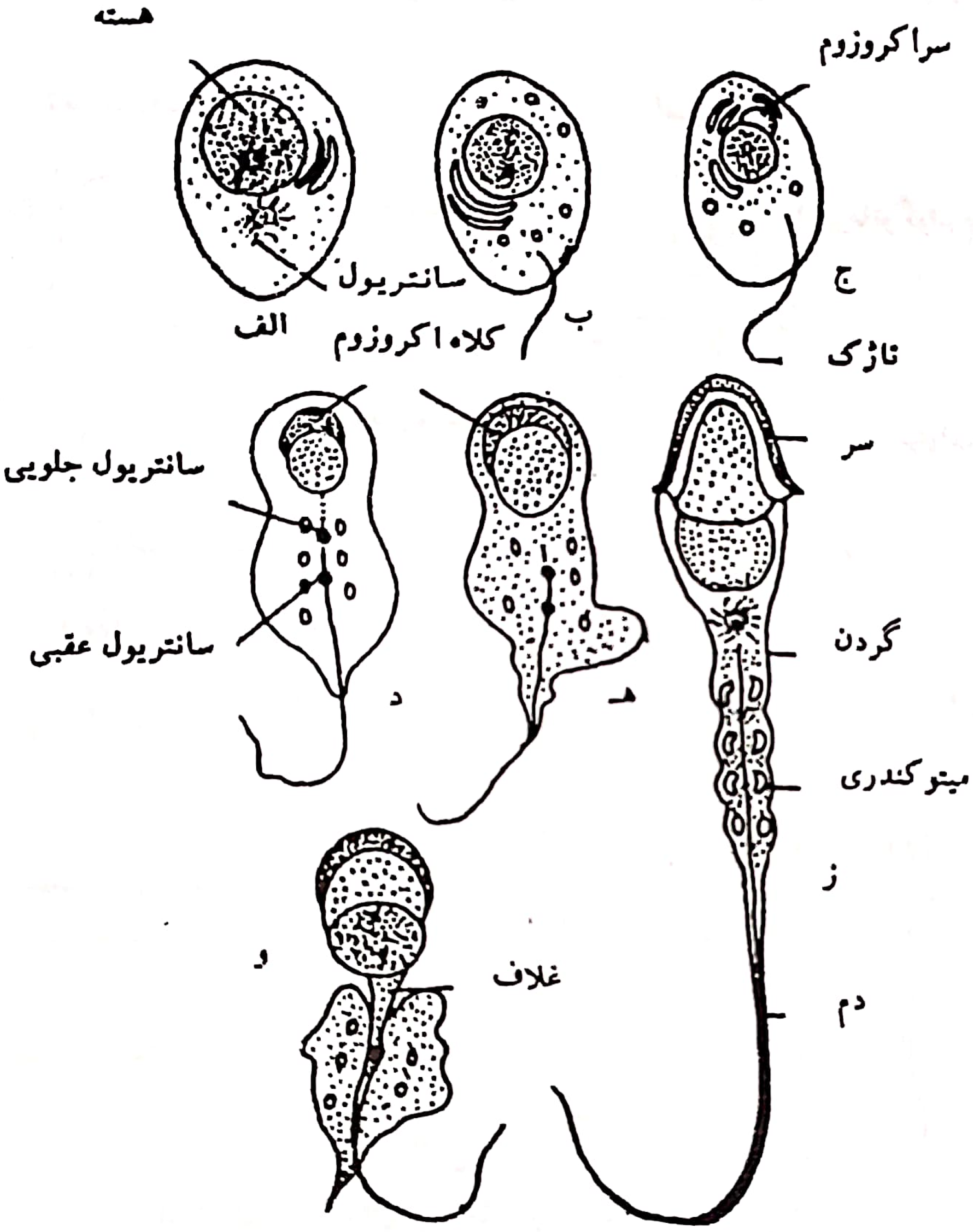


شکل ۱۱-۱۴. گامت‌زایی (تولید تخمک و اسپرم) در جانوران عالی

گامت‌ها بسیار تخصص‌یافته‌اند و از غدد جنسی منشأ می‌گیرند. گامت‌ها از یاخته‌هایی به‌وجود می‌آیند که بافت پوششی غده‌های جنسی را تشکیل می‌دهند، اگرچه در بعضی

1. gametogenesis

حالات گزارش شده است که گامت‌ها در مرحله‌ی جنینی از آندودرم منشأ می‌گیرند و سپس به طرف غدد جنسی مهاجرت می‌کنند. در بیشتر جانوران یاخته‌های زاینده در ابتدای زندگی جنینی در غدد جنسی قرار گرفته‌اند. در هنگام بلوغ، این یاخته‌ها تمایز می‌یابند و بالغ می‌شوند. روندی که طی آن غده‌ی جنسی نر گامت نر (اسپرم) را تولید می‌کند، اسپرم‌زایی[1] و روند تشکیل گامت‌های ماده را تخمک‌زایی[2] گویند.



شکل ۱۱-۱۵. مراحل بلوغ اسپرم: الف) اسپرماتید، ب) کوچک شدن هسته، ج) تشکیل سراکروزوم از دستگاه گلژی، د) و هـ) تشکیل کلاه اکروزوم و حرکت سانتریول به طرف عقب، و) سانتریول دور از مرکز به رشته‌ی محوری تبدیل می‌شود، ز) تمایز سر و دم اسپرماتوزوئید.

اسپرم‌زایی

یاخته‌های زاینده در غدد جنسی نر تکثیر می‌یابند و یاخته‌های مادر اسپرم یا

1. spermatogenesis
2. oogenesis

اسپرماتوگونی[1] را به‌وجود می‌آورند. این یاخته‌ها به نوبه‌ی خود به روش میتوز تکثیریافته و «اسپرماتوسیت نوع اول»[2] را تشکیل می‌دهند که در فضای لوله‌های اسپرم‌ساز می‌ریزند. در این یاخته‌ها نخستین تقسیم میوز رخ می‌دهد و اسپرماتوسیت نوع دوم ظاهر می‌شود. هر اسپرماتوسیت نوع دوم وارد دومین بخش تقسیم میوز می‌گردد. در نتیجه از یک یاخته‌ی اسپرماتوسیت نوع اول، چهار یاخته‌ی اسپرماتید[3] به‌وجود می‌آیند هر اسپرم هاپلوئید است و به اسپرم[4] بالغ تبدیل می‌گردد (شکل ۱۱-۱۴).

روند بلوغ و تمایز اسپرماتید به اسپرماتوزوئید با کوچک شدن هسته همراه است (شکل ۱۱-۱۵). سپس دستگاه گلژی در سیتوپلاسم وزیکول‌های کوچکی را به‌وجود می‌آورد که هر کدام محتوی یک دانه است. وزیکول‌های کوچک به یکدیگر ملحق شده و وزیکول بزرگی را به‌وجود می‌آورند که دانه‌ی آن به سر هسته متصل می‌شود و آکروزوم[5] را ایجاد می‌کند. آکروزوم همراه با دانه ممکن است از سطح هسته بیرون آیند و دستگاه گلژی باقی‌مانده از بین برود. هسته همچنین ممکن است به طرف جلو و به سمت سطح یاخته حرکت کند.

همزمان با این تغییر و تحولات، دم تشکیل می‌شود. دو سانتریول در اسپرماتید به طرف هسته حرکت می‌کنند. یکی نزدیک آن و دیگری دور از آن قرار می‌گیرد. سانتریول دور از هسته، محور رشته‌ای دم را تشکیل می‌دهد. سپس میتوکندری‌ها محور رشته را اشغال کرده و قطعه‌ی میانی را به‌وجود می‌آورند. سانتریول دیگر یک حلقه‌ی ۹ رشته‌ای را به‌وجود می‌آورد که سبب ضخیم شدن دم می‌گردد. سیتوپلاسم از هسته دور می‌شود و بیشتر آن بیرون می‌آید. بالاخره، هسته از بقیه‌ی سیتوپلاسم جدا شده و سر اسپرم را تشکیل می‌دهد. در این حالت سر از غشای نازکی پوشیده شده است.

تخمک‌زایی

در جانوران، یاخته‌های زاینده‌ای که تخمدان را مفروش ساخته‌اند، ائوگونی نام دارند.

---

1. spermatogonium
2. primary spermatocyle
3. spermatid
4. sperm
5. acrosome

این یاخته‌ها طی چند تقسیم میتوزی ائوسیت[1] را به‌وجود می‌آورند. ائوگونی یاخته‌ی دیپلوتید است. در زمان بلوغ جنسی، یک یاخته‌ی ائوگونی به ائوسیت نخستین تبدیل می‌شود و رشد می‌کند تا به اندازه‌ی نهایی یاخته‌ی تخمک برسد. تفاوت اصلی اسپرم‌زایی و تخمک‌زایی در این است که در اسپرم روند بلوغ و تمایز پس از تکمیل تقسیمات میتوزی رخ می‌دهد، درحالی‌که در یاخته‌ی تخمک، تمایز پیش از آغاز تقسیم میوز صورت می‌گیرد.

پس از رشد کامل ائوسیت نخستین، تقسیمات بلوغ (میوز) در آن رخ می‌دهد. نخستین تقسیم میوزی باعث ایجاد یک یاخته‌ی بزرگ به‌نام ائوسیت و یک یاخته‌ی کوچک به‌نام جسم قطبی[2] (گویچه‌ی قطبی) می‌شود (شکل ۱۱-۱۴). دومین تقسیم نیز که میوزی است با کمی تأخیر، همانند تقسیم اول رخ می‌دهد و دومین جسم قطبی را به‌وجود می‌آورد. اگرچه، دومین تقسیم میوزی تا هنگام تحریک تخمک به‌وسیله‌ی اسپرم، به تعویق می‌افتد. اولین جسم قطبی به‌طور همزمان دو جسم قطبی را به‌وجود می‌آورد. سرانجام هر ائوسیت چهار یاخته تولید می‌کند که سه عدد آن کوچک‌ترند و جسم قطبی نام دارند و یاخته‌ی باقی‌مانده که بزرگ‌تر است و کروموزوم‌های آن هاپلوئیدند. در تخمک بالغ، هسته در مرکز قرار دارد و «پیش هسته‌ی ماده» خوانده می‌شود.

رشد و بلوغ ائوسیت‌ها و اسپرماتوسیت‌ها در مهره‌داران به‌وسیله‌ی هورمون‌ها کنترل می‌شود. رشد ائوسیت پیش از تقسیم بلوغ (میوز) از دو جهت اساسی است: ۱. ائوسیت ناگزیر است که به حد معینی رشد کند تا نسبت مناسبی از سطح / حجم را برای متابولیسم یاخته‌ای نگاه دارد. ۲. رشد با جمع شدن مواد غذایی و بیشتر به شکل زرده همراه است. نسبت زرده / سیتوپلاسم ممکن است در یاخته‌های مختلف تغییر کند اما سرانجام این نسبت طرح تسهیم را مشخص می‌سازد.

لقاح

لقاح[3] روندی بسیار پیچیده است و به شرح جزئیات آن در این گفتار نیازی نیست. لذا

---

1. oocyte
2. Polar body
3. fertilization

فقط بعضی رویدادهای مهم آن در اینجا ذکر می‌شوند. لقاح سبب به‌وجود آمدن شرایط دیپلوئیدی و همچنین رویدادهایی می‌گردد که به ترکیب هسته نر و ماده می‌انجامد.

اسپرم‌ها از طریق جلب شیمیایی به تخمک‌ها متصل می‌شوند. پوشش تخمک از طریق یک‌سری واکنش‌های شیمیایی به‌وسیله‌ی یک اسپرم سوراخ می‌شود. روند لقاح در خارپوستان[1] (مانند توتیای دریایی) به‌خوبی روشن شده است. پس از ورود سر اسپرم به درون تخمک، غشای لقاحی در مدخل (محل ورود اسپرم) تشکیل می‌شود. در چند دقیقه، غشا کاملاً دور تخمک را احاطه می‌کند. تشکیل غشای لقاحی براساس واکنش بخش پوستی[2] سیتوپلاسم تخمک است. پس از تشکیل غشا به‌طور کامل، مایعی بین غشای لقاحی و سطح تخمک، که بسیار چسبنده است، به‌وجود می‌آید.

بلافاصله پس از لقاح، یک‌سری تغییرات متابولیسمی صورت می‌گیرد که شامل آزاد شدن یون‌های کلسیم، پروتئولیزها[3] (آنزیم‌های متلاشی‌کننده‌ی پروتئین‌ها)، سنتز کربوهیدرات‌ها و ATP، و تشکیل یک اسید با طبیعت ناشناخته است. در تخمک توتیای دریایی، تقسیمات بلوغ در تخمدان صورت می‌گیرد. و پس از خروج دومین جسم قطبی، آستر سانتریول در هسته‌ی تخمک ناپدید می‌شود و آن را قابل لقاح می‌سازد. بتدریج که سر اسپرم وارد تخمک شد، به سوی هسته‌ی ماده حرکت می‌کند و آستر اسپرم در اطراف سانتریول اسپرم پدیدار می‌شود. سر اسپرم به وزیکول (حبابچه) تغییر شکل می‌یابد، هسته‌ی آن بزرگ می‌شود و هسته‌های تخمک و اسپرم با هم ترکیب می‌شوند و هسته‌ی تخم را به‌وجود می‌آورند. هسته‌ی تخم همراه با آستر به سوی مرکز حرکت می‌کنند.

تخمک لقاح‌یافته به روش میتوز تقسیم می‌شود و یاخته‌هایی به‌نام بلاستومر[4] را به‌وجود می‌آورد. در این روند یاخته‌ها رشد نمی‌کنند. به همین دلیل بلاستولا به همان اندازه‌ی تخمک لقاح یافته‌ی نخستین است. یاخته‌ی تخم در اثر گذراندن مراحل تقسیم و تمایز، جنین را به‌وجود می‌آورد.

---

1. echinoderm

۲. بخش پوستی به بخش بیرونی سیتوپلاسم گفته می‌شود.

3. proteolysis
4. blastomere

خودآزمایی ۱۱-۲

۱. اپی‌زوم را تعریف کنید.

۲. در باکتری اشریشیاکولی، عامل F چیست و چه نقشی دارد؟

۳. منظور از نوع Hfr در باکتری اشریشیاکولی چیست؟

۴. مرحله‌ی آمیختگی را در باکتری اشریشیاکولی بیان کنید.

۵. تغییرات و تحولاتی را که در پروفاز اول صورت می‌گیرد شرح دهید.

۶. متافاز و آنافاز میتوز و میوز اول را با یکدیگر مقایسه کنید.

۷. دو رشته‌ی کروماتیدهای خواهر در چه مرحله‌ای از میوز از یکدیگر جدا می‌شوند؟

۸. واژه‌های سیناپس، کیاسما و کراسینگ‌اور را تعریف کنید.

۹. گامتوژنز را در یک سطر بیان کنید.

۱۰. تغییرات و تحولاتی را که به پیدایش اسپرم از اسپرماتید می‌انجامد شرح دهید.

خلاصه‌ی مطالب گفتار یازدهم

باکتری‌ها با تقسیم ساده‌ی دوتایی تقسیم می‌شوند. باکتری در حال تقسیم نشان می‌دهد که دو یاخته‌ی دختر در اثر اتصال همانندهای DNA به غشای یاخته و آغاز تقسیم بین این نقاط، یکی از همانندهای DNA را دربرمی‌گیرد.

چرخه‌ی یاخته‌ای از دو مرحله‌ی انترفاز و تقسیم تشکیل شده است. در مرحله‌ی انترفاز، کروموزوم‌های متراکم شده در زیر صفحه‌ی میکروسکوپ نوری دیده نمی‌شوند. انترفاز شامل مراحل S, G1 و G2 است که در مرحله‌ی S سنتزَ DNA صورت می‌گیرد و G1 و G2 فواصل بین همانندسازی DNA و میتوز هستند. مرحله‌ی G1 از نظر زمانی بسیار متغیر است. در مرحله‌ی G2، ذخایر یاخته برای تقسیم آن مصرف می‌شود. حالت Go زمانی رخ می‌دهد که رشد یاخته در مرحله‌ی G1 متوقف می‌شود.

طرح چرخه‌ی یاخته‌ای، نشان‌دهنده‌ی چرخه‌ی زندگی یک موجود است. چرخه‌ی زندگی در باکتری‌ها عبارت است از رشد یاخته، سنتز ژنوم جدید، و تقسیم سیتوپلاسمی که به‌صورت زیر نشان داده می‌شود.

$G \rightarrow S \rightarrow C$

یوکاریوت‌ها نسبت به پروکاریوت‌ها DNAی بیشتری دارند. DNAی

یوکاریوت‌ها با هیستون همراه است و بین کروموزوم‌ها تقسیم می‌شود. تقسیم در یوکاریوت‌ها، در مقایسه با پروکاریوت‌ها، پیچیده‌تر است.

در گیاهان، جانوران و بیشتر آغازیان، قبل از آغاز میتوز، غشای هسته متلاشی می‌شود. در قارچ‌ها و بعضی آغازیان، غشای هسته از بین نمی‌رود، و تقسیم هسته‌ای پس از میتوز انجام می‌گیرد.

همانندسازی DNA قبل از آغاز میتوز کامل می‌شود. اندکی قبل از آغاز میتوز، متراکم شدن کروموزوم‌ها و سنتز ریزلوله‌ها شروع می‌شود. این مرحله پیش از میتوز را انترفاز نامند.

پروفاز، نخستین مرحله‌ی میتوز است که در آن دستگاه میتوزی شکل می‌گیرد. در پایان مرحله‌ی پروفاز، غشای هسته متلاشی می‌شود و ریزلوله‌ها هر جفت کروماتیدهای خواهر را به دو قطب یاخته متصل می‌کنند. این مرحله با متراکم شدن کروموزوم‌ها مشخص می‌گردد. در انتهای مرحله‌ی پروفاز، سانترومری که دو کروماتید خواهر را متصل به هم نگاه داشته، به‌وسیله‌ی ریزلوله‌ها به قطب‌های دوک متصل می‌شود.

متافاز دومین مرحله‌ی میتوز است که در آن کروموزوم‌ها در یک خط، در امتداد محیط صفحه‌ای قرار گرفته‌اند که عمود بر محور دوک بوده و از مرکز یاخته می‌گذرد. در پایان مرحله‌ی متافاز، سانترومرهایی که هر کدام یک جفت کروماتید را به هم وصل کرده‌اند، تقسیم می‌شوند، در اثر این عمل، هر کروماتید آزاد شده و به‌وسیله‌ی ریزلوله‌های متصل به آن به یکی از قطب‌های یاخته کشیده می‌شود.

آنافاز، سومین مرحله متیوز است که در آن کروماتیدها به‌طور فیزیکی از هم جدا می‌شوند و به سوی قطب‌های مخالف یاخته حرکت می‌کنند. قطب‌های یاخته با سرخوردن ریزلوله‌ای از هم دور می‌شوند و کروماتیدهای خواهر و در اثر کوتاه شدن ریزلوله‌های متصل به آنها به قطب‌های مخالف کشیده می‌شوند.

تلوفاز،چهارمین و آخرین مرحله‌ی میتوز است که در آن مرحله دستگاه میتوزی نامنظم می‌شود، غشای هسته مجدداً شکل می‌گیرد و کروموزوم‌ها کاملاً باز می‌شوند.

پس از میتوز، تقسیم سیتوپلاسمی یا یاخته‌ای در بیشتر یاخته‌ها صورت می‌گیرد. در یاخته‌های بدون دیواره، جسم یاخته در اثر کمربندی از ریزلوله‌ها که محکم به دور

بخش میانی آن کشیده شده، به دو یاخته تقسیم می‌گردد. در یاخته‌های گیاهی و یاخته‌های دیواره‌دار دیگر، صفحه‌ی یاخته‌ای در امتداد خط وسطی دوک کشیده می‌شود.

تقسیم میوز در موجوداتی دیده می‌شود که تولیدمثل جنسی دارند. ثابت ماندن تعداد کروموزوم‌ها در نسل‌های مختلف در نتیجه‌ی این نوع تقسیم است. این روند شامل دو تقسیم هماهنگ است. در تقسیم اول میوز، تعداد کروموزوم‌ها به نصف کاهش می‌یابد، در تقسیم دوم، یاخته‌های هاپلوئید حاصل به روشی همانند میتوز تکثیر می‌یابند. در هر تقسیم میوز، از یک یاخته‌ی دیپلوئید، چهار یاخته‌ی هاپلوئید نتیجه خواهد شد.

موجودات تک‌یاخته‌ای معمولاً با تسهیم (شکافتگی) تکثیر می‌یابند، با ین وجود در بسیاری از باکتری‌ها تولیدمثل جنسی در اثر ترکیب دو فرد نر و ماده صورت می‌گیرد. در باکتری اشریشیاکولی، تولیدمثل جنسی به روش آمیختگی انجام می‌شود. در این روش، وارد شدن عامل لقاح را در کروموزوم باکتری، اپی‌زوم گویند. لقاح می‌تواند بین باکتری حمل‌کننده‌ی اپی‌زوم ائتلافی و نوع F رخ دهد. هنگامی که جنس نر توانایی زیادی برای انتقال ماده‌ی ژنتیکی داشته باشد، Hfr (فراوانی زیاد نوترکیبی) نامیده می‌شود. اگر اپی‌زوم الحاقی از کروموزوم Hfr جدا شود، در چنین حالتی باکتری طبیعت F^- پیدا می‌کند.

در موجودات عالی، یاخته‌های تولیدمثلی تخصص یافته‌ای به‌نام گامت‌ها وجود دارند که در اثر تقسیم میوز به‌وجود آمده‌اند. از ترکیب این گامت‌های هاپلوئید، یاخته‌ی تخم دیپلوئید حاصل می‌شود. یاخته‌ای که میوز در آن صورت می‌گیرد، میوسیت نام دارد.

پروفاز، در میوز اول، شامل زیر مراحل لپتوتن، زیگوتن، پاکی‌تن، دیپلوتن و دیاکینزاست. در زیر مرحله‌ی لپتوتن، کروموزوم‌ها منفرد به نظر می‌رسند ولی در اصل از دو کروماتید تشکیل شده‌اند. در زیر مرحله‌ی زیگوتن، کروموزوم‌های همسان با یکدیگر جفت می‌شوند. این روند را سیناپس گویند. مهم‌ترین رویداد در زیر مرحله‌ی پاکی‌تن، تشکیل کیاسما به هنگامی است که دو کروماتید خواهر از هر کروموزوم

همساخت قطعاتی را بین خود مبادله می‌کنند. در زیر مرحله‌ی دیپلوتن در جفت کروموزوم‌های همساخت شروع به جدا شدن از یکدیگر می‌کنند ولی در بعضی نقاط متصل به هم باقی می‌مانند. در زیر مرحله‌ی دیاکینز، انقباض کروموزوم‌ها افزایش می‌یابد و در اواخر این زیر مرحله کروموزوم‌های همساخت تنها در انتها به هم متصل‌اند. مراحل تقسیم میوز اول، که با دیاکینز دنبال می‌شوند، همانند مراحل میتوز بوده و حاصل آن جداشدن کروموزوم‌های همساخت است. در انتهای تلوفاز اول، تعداد کروموزوم‌ها هاپلوئید است، اما هر کروموزوم از دو کروماتید خواهر تشکیل شده است. در تقسیم میوزی دوم، کروماتیدی خواهر از یکدیگر جدا می‌شوند. پس از تقسیم یاخته‌ای، ۴ یاخته‌ی دختر به‌وجود می‌آیند.

مکانیسم تشکیل یاخته‌های جنسی از یاخته‌های زاینده را گامت‌زایی گویند. اگر نتیجه‌ی گامت‌زایی تولید اسپرم باشد، این روند را اسپرم‌زایی و در صورتی که تخمک تشکیل شود، تخمک‌زایی گویند.

لقاح دو نتیجه‌ی مهم دارد: ۱. از اتحاد دو گامت هاپلوئید، یاخته‌ی تخم دیپلوئید حاصل می‌شود. این امر باعث می‌گردد تا موجود جدید همانند والدین خود دیپلوئید باشد و بدین‌ترتیب حال دیپلوئیدی در طی نسل‌ها استمرار یابد. ۲. تخمک، بر اثر ورود اسپرماتوزوئید، از نظر شیمیایی و فیزیولوژیکی، فعال می‌شود و با تبدیل به یاخته‌ی تخم، در آن مقدمات تقسیم و تشکیل جنین پدیدار می‌گردد.

خودآزمایی کلی گفتار یازدهم

۱. دو روند تسهیم (شکافتگی) و آمیختگی را با ذکر مثال با یکدیگر مقایسه کنید.
۲. زیر تقسیمات انترفاز را نام ببرید و آنها را توضیح دهید.
۳. چرخه‌ی یاخته‌ای پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها را با یکدیگر مقایسه کنید.
۴. دو تقسیم میتوز و میوز را با هم مقایسه کنید.
۵. اوئوژنز و اسپرماتوژنز را با یکدیگر مقایسه کنید.
۶. هدف از لقاح چیست؟ آن را توضیح دهید.